Pr 2605 1 2e ex.

MÉMOIRES
DU MUSÉUM
NATIONAL
D'HISTOIRE
NATURELLE

ZOOLOGIE
TOME 146
1990

Christian ERARD

Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 2 : Organisation sociale et écologie de la reproduction des Muscicapinae

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication : Philippe BOUCHET
Rédacteurs (Editors) : P. BOUCHET, A. DUBOIS, C. ERARD
Secrétariat : Bernadette CHARLES
Conception graphique : Alain DEFILIPPI
Rédaction : 57, rue Cuvier
75005 Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B), Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor. Manuscripts in French and English will be considered.

Vente en France
(uniquement)

Éditions du Muséum
Lionel GAUTHIER
38, rue Geoffroy St-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (1) 40-79-37-00
Telex MUSNAHN 202641 F
Fax : 40-79-34-84

Sales Office
(France excluded)

Universal book services
Dr. W. BACKHUYS
Warmonderweg 80
2341 KZ Oegstgeest
The Netherlands
Tel. : (71) 17 02 08
Fax : (71) 17 18 56

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le service de vente. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the Sales Offices. Free price list and catalogue on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.

The Muséum national d'Histoire naturelle also publishes a Bulletin.

Source : MNHN, Paris

BIBL.DU
MUSEUM
PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132118 0
Paris

Volume déjà paru :

Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon.

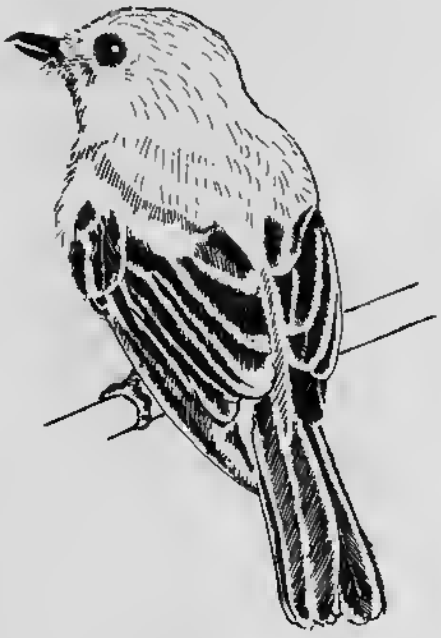
Volume 1 : Morphologie des espèces et organisation du peuplement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (A) **138** : 1-256 (1987). Paris. ISBN 2-85653-142-3.

Source : MNHN, Paris

Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 2 : Organisation sociale et écologie de la reproduction des Muscicapinae

BIBL.DU MUSEUM PARIS



Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-178-4
ISSN : 0078-9747
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1990.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE A
ZOOLOGIE
TOME 146

Christian ERARD

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux
55, rue Buffon
75005 Paris
et
ECOTROP, C.N.R.S.

Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon

Volume 2 : Organisation sociale
et écologie de la reproduction des Muscicapinae

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS

1990

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

Résumé 11

Abstract 15

INTRODUCTION 19

SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE 21

CARACTÉRISTIQUES SOCIO-ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES COMPOSANT LE PEUPLEMENT DES MUSCICAPINAE

Muscicapa striata
- Unité sociale 23
- Territorialité 23
- Vocalisations 24
- Nidification 29
- Mue 32
- Production et mortalité 32

Muscicapa cassini
- Unité sociale 32
- Territorialité 32
- Vocalisations 34
- Nidification 44
- Mue 53
- Production et mortalité 53

Muscicapa sethsmithi
- Unité sociale 53
- Territorialité 53
- Vocalisations 55
- Nidification 64
- Mue 73
- Production et mortalité 74

Muscicapa epulata
- Unité sociale 74
- Territorialité 74
- Vocalisations 76
- Nidification 83
- Mue 84

Muscicapa olivascens
- Unité sociale 84
- Territorialité 84
- Vocalisations 85
- Nidification 89
- Mue 93

Muscicapa caerulescens
- Unité sociale 93
- Territorialité 93

Source : MNHN, Paris

Vocalisations 94
Nidification 96
Mue 97
Myioparus griseigularis
Unité sociale 97
Territorialité 97
Vocalisations 99
Nidification 102
Mue 103
Myioparus plumbeus
Unité sociale 103
Territorialité 103
Vocalisations 103
Nidification 104
Mue 106
Pedilorhynchus comitatus
Unité sociale 106
Territorialité 106
Vocalisations 107
Nidification 110
Mue 111
Artomyias fuliginosa
Unité sociale 112
Territorialité 112
Vocalisations 114
Nidification 121
Mue 122
Stizorhina fraseri
Unité sociale 122
Territorialité 123
Vocalisations 126
Nidification 141
Mue 146
Longévité 147
Fraseria ocreata
Unité sociale 147
Territorialité 148
Vocalisations 152
Nidification 170
Mue 173
Production et mortalité 174
Fraseria cinerascens
Unité sociale 174
Territorialité 174
Vocalisations 177
Nidification 185
Mue 192
Production et mortalité 193

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

CARACTÉRISATION SOCIO-ÉCOLOGIQUE DU PEUPLEMENT DE MUSCICAPINAE DU NORD-EST DU GABON

PATTERNS SOCIO-ÉCOLOGIQUES ÉMERGEANT DES COMPARAISONS D'ORDRE SYSTÉMATIQUE

Comparaisons intergénériques 195
Remarques taxinomiques 195
Remarques éco-éthologiques 196
Territorialité 196
Vocalisations 197
Rondes 199
Reproduction 199
Comparaisons intragénériques 203

PATTERNS SOCIO-ÉCOLOGIQUES ÉMERGEANT DES COMPARAISONS BASÉES SUR LES HABITATS FRÉQUENTÉS

Caractéristiques des espèces liées au bord de l'eau 204
Caractéristiques des espèces habitant les formations végétales secondaires 206
Caractéristiques des espèces de forêt primaire 207

PATTERNS ÉMERGEANT DES COMPARAISONS BASÉES SUR LES SYSTÈMES SOCIAUX 208
Caractéristiques des espèces qui constituent des couples monogames 208
Nourrissage de cour et rôle du mâle 209
Monogamie permanente 210
Le cas d'*Artomyias fuliginosa* : polygamie *versus* reproduction différée 212
Reproduction coopérative 214
Le cas de *Fraseria ocreata* : la vie en groupe 215

CONCLUSION 219

REMERCIEMENTS 222

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 223

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

ERARD, C., 1990.07.27. ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES GOBE-MOUCHES (AVES : MUSCICAPINAE, PLATYSTEIRINAE, MONARCHINAE) DU NORD-EST DU GABON. 2. Organisation sociale et écologie de la reproduction des Muscicapinae. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A), **146** *: 1-233. Paris ISBN :* 2-85653-178-4.

Publié le 27 juillet 1990.

Ce second volume sur l'éco-éthologie des gobe-mouches du Nord-Est du Gabon ne traite que des Muscicapinae (13 espèces).

La première partie définit les caractéristiques socio-écologiques de chaque espèce. Elle est certes très descriptive mais jusqu'à présent fort peu de choses avaient été écrites sur la biologie de ces divers gobe-mouches. Pour chaque espèce est présenté ce que l'on sait : 1) de l'organisation sociale, 2) de l'utilisation du domaine vital, 3) des comportements posturaux et vocaux liés à la territorialité, à la reproduction et, d'une manière générale, aux relations entre partenaires sociaux, 4) de la reproduction (saisonnalité, choix des sites de nidification, nid, ponte, incubation, élevage des jeunes, rôles des partenaires...), 5) de la mue, 6) de la production, de la mortalité et des autres éléments de la cinétique démographique.

La seconde partie examine les divers patterns socio-écologiques décelables à la confrontation des espèces entre elles sur une base taxinomique, en fonction des milieux fréquentés et, enfin, selon le système social adopté.

La prise en compte des comportements posturaux et vocaux, ainsi que des modalités d'exploitation du territoire, corrobore nos précédentes conclusions selon lesquelles *Pedilorhynchus* et *Artomyias* sont bien des *Muscicapa*, et que *Stizorhina* serait un Turdinae, non pas un Muscicapinae.

Muscicapa cassini, M. sethsmithi, M. olivascens, Myioparus griseigularis, Artomyias fuliginosa (beaucoup mais pas tous), *Stizorhina fraseri, Fraseria ocreata* et *F. cinerascens* établissent des territoires qui demeurent stables d'un cycle annuel à l'autre. En revanche, *Muscicapa striata, M. epulata, M. caerulescens, Myioparus plumbeus, Pedilorhynchus comitatus* et certains *Artomyias fuliginosa* occupent des territoires dont la localisation fluctue d'une année sur l'autre, parfois même entre deux phases de reproduction au cours d'un même cycle annuel.

Les diverses espèces se répartissent le long d'un gradient d'exploitation du territoire allant du stationnement prolongé sur de petites surfaces à des déplacements incessants sur la totalité de la surface occupée et défendue par l'unité sociale. Si les prospecteurs des feuillages se placent à cette dernière extrémité du gradient, les chasseurs à l'affût, en revanche, se répartissent tout au long de celui-ci.

Au plan des vocalisations, il existe une séparation nette entre les chants selon qu'ils assurent une fonction territoriale ou sexuelle, les premiers apparaissant plus stéréotypés que les seconds qui s'avèrent plus variables et plus graduels. Le phénomène de double voix (deux fréquences indépendantes émises simultanément) est répandu chez les espèces étudiées et plus particulièrement chez *Fraseria cinerascens*. Cette particularité bioacoustique pourrait faciliter la reconnaissance individuelle. De fait, chez les *Myioparus* et *Stizorhina*, dont certaines émissions vocales montrent des caractéristiques individuelles basées sur le pattern de modulation de la fréquence et/ou le découpage temporel, l'utilisation de la double tonalité n'a pas été observée.

La reproduction s'effectue de manière saisonnière. La plupart des espèces nichent de septembre-octobre à mars, mais le déroulement de la nidification présente souvent des pics au début des pluies, en septembre-octobre, et durant la petite saison sèche, de la mi-décembre à la mi-février. La mue s'effectue en mars-avril ; la variabilité de son déclenchement apparaît plus faible que celle du début de la reproduction.

Les nids des Muscicapinae des forêts du Nord-

Source : MNHN, Paris

Est du Gabon ne diffèrent guère de ceux des gobe-mouches et petits Turdinae palèarctiques. Ils divergent davantage par la situation dans laquelle ils sont placés : les nids à ciel ouvert ne sont pas dissimulès mais sont installès hors d'atteinte des prèdateurs cheminant dans la vègètation.

La ponte ne comporte gènèralement que deux œufs, sauf chez *Fraseria ocreata* qui vit en groupes et dont la ponte compte habituellement trois œufs. Les secondes pontes normales et les pontes de remplacement apparaissent relativement rares. Il semblerait que les couples dont la reproduction èchoue en septembre-octobre n'effectuent pas d'autre tentative de nidification avant la mi-décembre, jusqu'à dèbut mars. Les jeunes restent longtemps avec leurs parents, l'èmancipation s'avèrant tardive par rapport à ce que l'on observe en milieu tempèrè. Les durèes d'incubation et d'èlevage au nid ne diffèrent pas de celles que l'on connaît dans les règions palèarctiques. En revanche, les nourrissages au nid sont moins frèquents, correspondant soit à des proies de taille plus importante, soit à un plus grand nombre de proies par visite. Si l'incubation est, chez les Muscicapinae étudiés, le fait de la femelle seule, l'élevage est assuré par tous les membres de l'unitè sociale.

Deux espèces sont liées au bord de l'eau : *Muscicapa cassini* et *Fraseria cinerascens*. Elles y ètablissent des territoires linéaires qui ne sont toutefois pas de surface èquivalente, par rapport à la taille des oiseaux. La raison paraît rèsider dans les diffèrences que montrent ces deux espèces dans leurs comportements de chasse et leurs règimes alimentaires. *F. cinerascens* exclut territorialement *M. cassini*. Les deux espèces paraissent être en compètition pour les sites de nidification, découverts par la baisse des eaux lors de la petite saison sèche.

À part *Artomyias fuliginosa* qui constitue des clans familiaux caractérisés par une relative stabilitè spatio-temporelle, les Muscicapinae des milieux secondaires forment des unitès sociales instables, notamment des couples soumis à renouvellement annuel et qui s'installent sur des territoires temporaires, calquant apparemment leur distribution sur celle des ressources. Les espèces ne sont pas abondantes. Nèanmoins des populations flottantes existent. Bien qu'elles ne soient vraisemblablement que peu importantes, elles confortent cependant l'idèe d'une règulation de la densitè par la territorialitè. Le peu que nous en sachions montre que la production de ces Muscicapinae des formations secondaires est faible ; autrement dit, en dèpit des rapides modifications saisonnières et annuelles des milieux qu'elles frèquentent, les espèces ne maximisent aucunement leur taux de reproduction.

Contrairement à ceux des formations secondaires, les Muscicapinae de la forêt primaire rèalisent des unitès sociales très stables, occupant des territoires fixes et montrent les caractèristiques des stratèges de type « K ». Les vocalisations des Muscicapinae (et plus particulièrement des *Muscicapa s. l.*) de forêt ne correspondent pas à celles que laisseraient attendre les théories relatives à l'adaptation des signaux acoustiques à circuler dans le milieu fermè que constitue la forêt dense.

Les espèces vivant en couples, principalement lorsqu'il s'agit de couples stables, montrent de très ètroites relations entre partenaires, basèes notamment sur de grandes possibilités de reconnaissance individuelle acoustique. Ces interactions faciliteraient, à court terme, la coordination spatio-temporelle des activitès des partenaires et, à long terme, la synchronisation de leurs dispositions à la reproduction. Le facteur nourriture paraît jouer un rôle important dans la biologie de la reproduction. Ainsi, chez la plupart des espèces ètudièes, le mâle fournit à la femelle, à l'occasion du nourrissage de cour, un complèment ènergètique substantiel avant la ponte et durant l'incubation. Les relations mâle-femelle nous ont toujours paru appuyées sur la facilitation de l'accès à la nourriture et sur la dèfense contre les prèdateurs. Diverses hypothèses relatives au maintien des couples pèrennes sont envisagèes. Ainsi, les liens permanents entre les partenaires renforceraient l'apprentissage social en matière de recherche alimentaire, de risques de prèdation et de conditions du milieu avec les contraintes que ces dernières exercent sur la reproduction. Ceci permettrait aussi de connaître, et ainsi d'obtenir, les meilleurs sites de nidification. Les partenaires, ayant acquis mutuellement une bonne connaissance des comportements individuels de chacun, pourraient ainsi mieux synchroniser leurs cycles reproducteurs afin de rèpondre plus efficacement aux conditions du milieu favorables à la nidification quand elles se prèsentent.

Artomyias fuliginosa fréquente les formations

Source : MNHN, Paris

secondaires mais les habitats où il s'installe montrent une évolution relativement lente. Les unités sociales sont des trios d'adultes et/ou des clans familiaux (dispersion différée des jeunes) qui occupent des territoires relativement stables et qui pratiquent la reproduction coopérative. Dans la population, les individus pourraient être soumis aux effets conjugués d'une faible dispersion et d'une reproduction différée, peut-être aussi de la polygamie. Le systéme social adopté serait avantageux pour les jeunes en ce qu'il leur permettrait de demeurer sur le territoire des adultes sans encourir les risques d'éviction en devenant errants ; il serait également avantageux pour les adultes qui bénéficieraient d'une aide á la reproduction de la part de leurs jeunes, lesquels recevraient un long apprentissage social du milieu et des conditions de la nidification.

Fraseria ocreata vit essentiellement en groupes, sinon en clans familiaux organisés autour d'un couple ou d'un trio d'adultes. Le territoire varie en surface, en fonction du nombre d'individus. Tous les membres de l'unité sociale le défendent, de même qu'ils participent á la construction du nid, á l'alimentation de la couveuse et á l'élevage des jeunes. Dans le groupe, le couple dominant change selon les secteurs du territoire communautaire lequel apparaît comme une juxtaposition de territoires de couples dont la territorialité ne s'exprime pas sous la forme d'une exclusion spatiale mais d'une dominance sociale. La reproduction des sous-unités paraît échelonnée au long du cycle annuel.

La conclusion générale insiste plus particuliérement sur les aspects qu'il conviendrait d'aborder de maniére approfondie, notamment la nécessité d'envisager des éléments d'alternative á la compétition dans la structuration des peuplements d'oiseaux des forêts tropicales, particuliérement la prédation. Est aussi soulignée la nécessité de mener des études basées sur une connaissance précise des régimes alimentaires et des patterns d'abondance et de distríbution des ressources telles que celles-ci sont accessibles á chaque espéce.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

ERARD, C., 1990.07.27. ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DES GOBE-MOUCHES (AVES : MUSCICAPINAE, PLATYSTEIRINAE, MONARCHINAE) DU NORD-EST DU GABON. 2 : Organisation sociale et écologie de la reproduction des Muscicapinae. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A), **146** *: 1-233. Paris ISBN :* 2-85653-178-4.
Published 27 July 1990.

Ecology and behaviour of flycatchers (*Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae*) in N.-E. Gabon. 2 : Social organization and breeding ecology of Muscicapinae.

This second volume on the ecology and behaviour of North-east Gabon flycatchers is devoted to the Muscicapinae, thirteen species of which live in the study area.

The first part deals with the socio-ecological characteristics of each species. It is indeed very descriptive, but little had been reported so far on the biology of these flycatchers. Species accounts deal successively with 1) social organization, 2) territory exploitation, 3) postural and vocal displays used for territory holding, breeding, and most generally relations between social partners, 4) breeding (laying seasonality, selection of breeding sites, nest, clutch-size, incubation, feeding of the young, parental roles), 5) moult, 6) production of young, adult mortality, and otber demographic characteristics.

The second part attempts to identify the socio-ecological patterns emerging from interspecific comparisons based on taxonomy, habitat selection and social structures.

Behavioural and territory utilization patterns confirm our previous conclusions that *Pedilorhynchus* and *Artomyias* do belong to genus *Muscicapa*, and that *Stizorhina* is most probably a Turdinae.

Muscicapa cassini, M. sethsmithi, M. olivascens, Myioparus griseigularis, most (but not all) *Artomyias*, *Stizorhina fraseri*, *Fraseria ocreata* and *F. cinerascens* occupy from one year to the next stable territories. On the other hand, *Muscicapa striata, M. epulata, M. caerulescens, Myioparus plumbeus, Pedilorhynchus comitatus*, and some *Artomyias fuliginosa* change territories not only every year, but also between the successive breeding phases of a same annual cycle.

The various Muscicapine species are distributed along a gradient of territory utilization ranging from the continuous use of very restricted foraging areas to extensive search over the whole territory. All foliage gleaners are extensive foragers, whereas sit-and-wait foragers are distributed along the whole gradient of territorial use.

Sexual songs differ from territorial ones, the latter being more stereotyped than the former which are more variable and graded. Most species, especially *Fraseria cinerascens* use " two-voice " vocalizations, two independent sounds being simultaneously emitted. This peculiarity might well help individual recognition. Thus *Myioparus* and *Stizorhina* whose songs and calls show individual variations in frequency modulation and temporal patterning, apparently do not use double tones in their vocalizations.

Breeding is seasonal. Most species breed from September-October to March, but peaks do occur in September-October at the beginning of the rains, and from mid-December, to mid-February during the short dry season. Moult takes place in March-April and its timing is less variable than that of breeding.

The nests of N. E. Gabon forest Muscicapines do not differ much from those built by Palearctic flycatchers and small Turdines, but are differently located. Open-site nests are not hidden but placed in such a way that they are out of reach of potential predators.

Clutch-size is usually two, though *Fraseria ocreata*, a group living species, lays generally three eggs. Normal second clutches, and replacement clutches, are rather uncommon. Birds experiencing nesting failure in September-Octo-

Source : MNHN, Paris

ber do not renest until mid-December-early March. Young remain a long time with their parents, their emancipation taking place much later than in temperate species. Incubation and fledging periods are the same as in the Paleartic regions. On the other hand, feeding visits to the nest are less frequent, prey being larger, or the mean number of prey per visit being greater. Eggs are incubated by the female only, but young are fed either by both parents or by all members of the social group.

Two species *Muscicapa cassini* and *Fraseria cinerascens* are restricted to riversides, along which they both establish linear territories. However, the size of the territory is not the same in the two species, this being apparently due to differences in species-specific foraging behaviour and diet ; *M. cassini* is territorially excluded by *F. cinerascens*. Both species may compete for the same breeding sites, that are only made available when water levels are low, especially during the sbort dry season.

Except for *Artomyias fuliginosa* whicb lives in permanent and stable social groups, all other second-growth Muscicapines live in unstable social groups ; tbis is particularly the case for those species living in pairs whose mates change every year, and which occupy temporary territories, in keeping with changes in resources distribution. Muscicapine populations are not at all numerous. Nevertheless some " floaters " do exist ; although probably not very numerous they suggest some density regulation through territoriality. To the best of our knowledge, the production of the second-growth Muscicapines supports the view that, in spite of the rapid annual and seasonal modifications of their babitats, the species do not maximize their breeding rate.

Contrary to second-growth species, those Muscicapines living in the undisturbed forest live in very stable social units settled on fixed territories, and are K strategists. Their vocalizations (especially those of *Muscicapa s. l.*) do not conform to what could be expected from sound structures adapted to the transmission of acoustic signals in a " closed " habitat such as a dense humid tropical forest.

Species living in pairs, especially in stable pairs, develop tight social bonds between partners, mostly based on acoustic individual recognition. Such interactions belp, on a short term basis, to coordinate the spatio-temporal activities of the partners ; in the long term, they also help to synchronize their breeding cycles. Food is an important factor for breeding biology. Before egg-laying and during incubation the male of most species contributes to the female dietary intake through courtship feeding. Male-female interactions are based on mutual facilitation of access to food, and antipredatory behaviour. Various hypotheses about the duration of the pair bond are put forward. Permanent bonds between partners would reinforce the social learning of foraging behaviour patterns, of antipredatory tactics, and of habitat constraints on breeding success. They would also help mates to obtain the best breeding sites. Not only sucb a mutual acquaintance of each other's behavioural idiosyncrasies would contribute to better synchronize tbeir breeding cycles, but it would also help both mates to more efficiently react to the environmental conditions favouring breeding as soon as they appear.

Artomyias fuliginosa is a bird of second growth, but the habitats it frequents change rather slowly. Its social units consist of trios of adults and/or family groups, with deffered dispersal of the young. These birds occupy relatively stable territories and breed communally. They show a low level of dispersal and a deffered maturity (and possibly polygamy). Such a social system might benefit the young as they can stay on their parents' territory without running the risk of being evicted, as if they were " floaters ". The system would also be advantageous to the breeding adults, as they could benefit from the help of their young, which in turn would benefit from a prolonged period of social learning.

Most of the time, *Fraseria ocreata* lives in groups or in family parties made up of a pair or a trio of adults. Territory size varies with group size. All members of this social unit communally defend their territory, build a nest, and feed the incubating female and the young. In a group the dominance hierarchy changes from one sector to the other within a same communal territory, which therefore appears to be an assemblage of pair territories. For such a bird intragroup territoriality expresses itself through social dominance, not spatial exclusion. The various subgroups apparently breed in succession throughout the annual cycle.

As a general conclusion, the author empha-

Source : MNHN, Paris

sizes the need to better study the role of factors other than interspecific competition in the structuring of rain forests bird communities. Predation appears to play an important role, which however needs to be quantified. There is also an urgent need to confront the diet of each species with the patterns of abundance, availability and distribution of their food resources — as perceived by the animals rather than by the human observer.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'avifaune du Nord-Est du Gabon est l'une des plus riches d'Afrique (BROSSET & ERARD, 1986). De fait, la diversité avienne n'est guère plus faible que celle des forêts néotropicales humides (ERARD, 1985, 1988). Les gobe-mouches y sont représentés par 30 espèces appartenant à trois sous-familles : les Muscicapinae (13 espèces), les Platysteirinae (10 espèces) et les Monarchinae (7 espèces) ; beaucoup de systématiciens les placent tous dans la famille des Muscicapidae, élargie pour inclure les Turdinae, Orthonychinae, Timaliinae, Panurinae, Picathartinae, Polioptilinae, Sylviinae, Malurinae, Rhipidurinae et Pachycephalinae.

Dans un premier travail (ERARD, 1987), nous avons étudié la structuration de ce peuplement des gobe-mouches en analysant la morphologie et en décrivant la niche écologique de chacune des espèces qui le composent et ceci afin de mettre en évidence les mécanismes qui contrôlent leur coexistence. Nous avons ainsi démontré une séparation écologique basée sur la sélection de l'habitat (opposition forêt naturelle — milieux modifiés ; occupation différentielle des niveaux de l'architecture forestière ; localisation horizontale dans la végétation), sur les modalités de la recherche de nourriture (comportements de chasse et associations plurispécifiques) et sur les régimes alimentaires. De plus, les abondances spécifiques et leur répartition contribuent à diluer les interactions éco-éthologiques entre les espèces. La prise en compte de la morphologie de ces espèces nous a permis de caractériser la structure écomorphologique du peuplement et d'examiner les processus d'organisation de celui-ci. Manifestement, tous les faits ne vont pas dans le sens d'une structuration du peuplement par la compétition interspécifique ; des éléments d'alternative doivent être recherchés, notamment le rôle de la prédation et des facteurs historiques (distribution passée des habitats et leur fragmentation durant les épisodes climatiques du Pléistocène et de l'Holocène ; influences humaines sur les habitats et sur la faune ...).

Dans le présent mémoire, nous ne considérons que les 13 espèces de Muscicapinae. Déjà, à l'analyse du peuplement et notamment de la morphologie et des comportements liés à la recherche alimentaire, nous avons pressenti que cette sous-famille ne serait pas aussi apparentée aux Platysteirinae et Monarchinae qu'on le croyait jusqu'alors. De fait, les hybridations d'ADN ont montré que les Muscicapinae seraient une sous-famille des Muscicapidae (très modifiée par rapport à celle dont nous avons parlé plus haut) alors que les Monarchinae et les Platysteirinae constitueraient respectivement la tribu des Monarchini, dans la sous-famille des Dicrurinae, et la tribu des Prionopini, dans la sous-famille des Malaconotinae, ces deux sous-familles appartenant à la famille élargie des Corvidae ; Muscicapidae et Corvidae s'inscriraient dans deux parvordres différents (SIBLEY, AHLQUIST & MONROE JR, 1988).

Nous abordons ici un autre aspect de l'organisation du peuplement en examinant cette fois les caractéristiques éco-éthologiques propres à chaque espèce de manière à mieux définir les relations entre le peuplement et son environnement. Nous prenons en compte l'organisation sociale et la biologie de la reproduction des divers Muscicapinae, en soulignant les traits d'histoire naturelle qui témoignent du réseau de relations adaptatives que chaque espèce réalise vis-à-vis des habitats aux conditions si particulières et si complexes qui constituent les écosystèmes forestiers équatoriaux du Nord-Est du Gabon. Nous introduisons ainsi la dimension éthologique dans la structuration du peuplement en même temps que nous analysons, sous un angle populationnel et spécifique, les systèmes d'organisation que, en réponse à ses exigences biologiques fondamentales, chaque espèce a adopté pour utiliser au mieux les ressources du milieu.

Ceci nous a donc amenés à caractériser, pour chaque espèce, l'unité sociale et sa variabilité, les modalités de l'exploitation du domaine vital et

Source : MNHN, Paris

les particularités de la reproduction, en insistant sur les comportements interindividuels entre les unités sociales et dans chacune d'elle, mettant, entre autres, l'accent sur les vocalisations qui, chez les oiseaux forestiers, jouent un grand rôle dans la communication.

Ce sont ces données que nous présentons et qui constitueront les bases des discussions finales. Il nous est apparu à la fois plus simple et plus honnête de fournir les détails de nos observations espèce par espèce plutôt que thème par thème. Pratiquement rien n'étant auparavant disponible sur la biologie de ces espèces, la présentation adoptée permet de brosser le portrait socio-écologique de chacune et renseigne ainsi sur l'état actuel de la connaissance que l'on a de son histoire naturelle. La dernière partie synthétisera ces informations en les replaçant dans un cadre comparatif, d'abord les espèces entre elles, puis en fonction des habitats fréquentés et, enfin, en examinant les systèmes d'organisation sociale adoptés.

Source : MNHN, Paris

SITES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La présentation du Nord-Est du Gabon ayant déjà été effectuée (BROSSET & ERARD, 1986 ; ERARD, 1986, 1987, 1988), nous rappellerons simplement que nos observations ont été effectuées dans le bassin de l'Ivindo, d'une superficie d'environ 50 000 km^2. Depuis Makokou, nous avons beaucoup circulé dans cette région, de sorte que les conclusions que nous tirerons s'appliquent aux populations d'oiseaux de tout cet ensemble géographique, pas seulement à celles du plateau de M'Passa où nous étions installés et où nous avons énormément travaillé dans la zone mise en réserve intégrale dont dispose le laboratoire d'Écologie tropicale de l'IRET (CENAREST) et où sont entretenus des quadrats balisés.

Le climat de cette région présente une saisonnalité marquée, notamment en ce qui concerne le régime des pluies, variable en fréquence et importance (la marge de variation des températures est plus étroite). Deux saisons des pluies (septembre à novembre et février à juin) et deux saisons sèches (une grande de juin à septembre et une petite de décembre à février) le caractérisent. La moyenne des précipitations annuelles n'est pas excessivement élevée : 1 725 mm. Les deux saisons des pluies ne diffèrent guère qu'en ce que la première comporte un plus grand nombre de jours de pluies, lesquelles sont également plus fortes, surtout en octobre (cf. fig. 1-3 *in* ERARD, 1987). Les saisons sèches, en revanche, sont très différentes l'une de l'autre. La grande est caractérisée par une baisse des températures, de l'évaporation, de l'insolation et de la pluviosité (laquelle est souvent nulle en juillet) : c'est l'époque des brouillards et des ciels voilés mais avec des taux hygrométriques maximaux, elle est la plus contraignante pour les insectivores et pour beaucoup d'autres (BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation). À l'inverse, la petite saison sèche est chaude et ensoleillée, mais irrégulière d'une année à l'autre : comme nous le verrons plus loin, il s'agit de la meilleure période pour la reproduction des oiseaux.

Nous avons effectué huit séjours couvrant toutes les saisons et représentant 25 mois de travail en milieu forestier, plus de 5 000 heures ayant été consacrées à l'étude des gobe-mouches.

Nous avons conduit nos recherches tant en forêt primaire (naturelle, non modifiée) que dans les formations secondaires (soumises à influence humaine), ainsi que nous l'avons précisé dans notre précédent travail (ERARD, 1987). Les suivis d'individus bagués furent effectués au plateau de M'Passa (2 km^2), en forêt primaire, sur les îles du fleuve et dans le vaste défrichement (dont une partie entretenue) où sont installés les bâtiments du laboratoire.

Les nids furent systématiquement recherchés avec l'appui, en permanence, de deux aides gabonais, particulièrement compétents. En outre, nous étaient signalés les nids découverts par les chercheurs et techniciens du laboratoire, ainsi que par divers collaborateurs gabonais disséminés dans les villages. Pour éviter d'accroître les risques de prédation, nous avons toujours pris soin de vérifier le contenu des nids sans trop nous approcher et en utilisant un miroir orientable, fixé à l'extrémité d'une longue tige. Étant donné que la plupart — pour ne pas dire la totalité — des informations sur la nidification des espèces étudiées étaient entièrement nouvelles, nous n'avons établi les courbes de croissance des jeunes au nid que lorsque nous possédions suffisamment de renseignements sur les rythmes de nourrissage et le déroulement de l'élevage, ceci toujours avec le souci de minimiser les risques de prédation dus à l'observateur.

Les enregistrements furent effectués avec un Uher 4000 et un microphone Beyer M 88 monté sur une parabole de 80 cm de diamètre aimablement fournie par notre ami Claude CHAPPUIS ; à plusieurs reprises nous avons aussi utilisé un micro-canon Sennheiser MKH 815. Les sonogrammes (cf. DAVIS, 1964) ont été réalisés en wide (150 Hz) et narrow (45 Hz), à l'aide d'appareils Sonagraph Kay mis à notre disposition à la station biologique de Paimpont par

Source : MNHN, Paris

J.-P. GAUTIER (modèle 6061 B), à Paris par J.-J. PETTER, MNHN, et par F. BOURLIÈRE, INSERM (modèles 7029 A), ainsi que par M. LEIPP et M[lle] CASTELLANGO, Paris 6 (modèle 6061 A). Les mesures ont été effectuées en utilisant des échelles de temps et de fréquences établies lors de chaque manipulation.

Source : MNHN, Paris

CARACTÉRISTIQUES SOCIO-ÉCOLOGIQUES DES ESPÈCES COMPOSANT LE PEUPLEMENT DES MUSCICAPINAE

Après avoir examiné dans un premier volume (ERARD, 1987), sous un angle essentiellement interspécifique, les modalités du partage de l'habitat et de ses ressources, il convient maintenant de se pencher sur l'organisation sociale adoptée par les diverses espèces du peuplement de Muscicapinae en vue de l'utilisation de ces ressources au long du cycle annuel. Ceci devrait nous permettre de mieux comprendre les mécanismes qui contribuent à réduire les risques de mortalité et, surtout, à accroître les chances de succès de la reproduction.

Nous allons, dans la première partie de ce mémoire, exposer, espèce par espèce, ce que nous savons : 1) des principales caractéristiques de l'organisation sociale des divers Muscicapinae, en insistant plus particulièrement sur les systèmes sociaux et sur les éléments susceptibles de nous éclairer sur les mécanismes éco-éthologiques qui les sous-tendent, 2) sur les phases importantes du cycle annuel, notamment la nidification, et 3) sur les paramètres démographiques.

MUSCICAPA STRIATA

Comme nous l'avons déjà indiqué (ERARD, 1987), cet oiseau paléarctique ne niche pas en région afrotropicale. Ne serait-ce qu'à titre de comparaison et aussi pour montrer combien il a été négligé par les ornithologues européens, nous résumons ce que l'on sait de sa biologie : pour des présentations synthétiques, voir NIETHAMMER (1937), WITHERBY *et al.* (1943), DEMENTIEV & GLADKOV (1954), et surtout GÉROUDET (1957).

UNITÉ SOCIALE

Dans ses quartiers de reproduction paléarctiques, le Gobe-mouche gris vit en couples. Apparemment, ceux-ci se font et se défont chaque année, mais aucune étude portant sur des oiseaux bagués n'a encore pris en considération ce problème de la fidélité réciproque des partenaires. Seul ECKE (1938) a observé, nichant dans son jardin, une femelle à qui il avait apposé deux bagues (une numérotée et une autre de couleur) alors qu'elle se reproduisait, au même endroit, l'année précédente. Le mâle n'avait toutefois pas été bagué, aussi cet exemple ne concerne-t-il, peut-être, qu'un simple cas de fidélité au lieu de nidification. Le système d'appariement est du type monogame.

TERRITORIALITÉ

Nous avons déjà indiqué (ERARD, 1987) que cette espèce occupe, en période de reproduction (en hivernage ou en migration, elle n'apparaît pas fixée), des territoires d'une superficie de l'ordre d'un hectare. En fait, sa territorialité mériterait d'être mieux étudiée. Les partenaires du couple évoluent la plupart du temps isolément, sur cette surface commune, maintenant le contact par leurs cris ; ils peuvent ainsi chasser à plusieurs dizaines de mètres l'un de l'autre, visitant les 6-10 perchoirs principaux d'où est obtenu l'essentiel de la nourriture (DAVIES, 1977 ; obs. pers.). Les deux oiseaux ne demeurent à brève distance l'un de l'autre qu'aux points où existent de fortes concentrations d'insectes ailés. La littérature est quasi muette sur les modalités

Source : MNHN, Paris

d'instauration et de maintien des territoires au retour des migrateurs. Seul DAVIES (1977) mentionne des défenses territoriales sous forme de poursuites souvent accompagnées de claquements de bec, sans préciser si elles sont le fait du mâle seulement ou des deux partenaires.

Les seules parades posturales décrites ont été attribuées à la formation des couples. Le mâle maintient rigide et tendue vers le haut la partie antérieure du corps, bec relevé, tandis qu'il hoche vivement l'arrière-train et les rectrices. Il a également été observé relevant alternativement les ailes au-dessus de son dos et aussi, ailes étirées et frémissantes, qui effectuait des vols à petite vitesse. Lors de ces formations de couples, le mâle a également été vu nourrir la femelle (WITHERBY *et al.*, 1943 ; DELAMAIN, 1952 ; GÉROUDET, 1957).

VOCALISATIONS

Le chant, à l'oreille humaine et pour un observateur qui ne recherche pas spécialement l'oiseau, n'apparaît guère que comme une suite de notes aiguës, grinçantes, espacées, qui ne portent qu'à faible distance. Replacé dans l'ambiance sonore du milieu naturel, il n'attire pratiquement pas l'attention, pas plus d'ailleurs que les cris. Ceci explique qu'en maints endroits le Gobe-mouche gris échappe à l'observation.

Grâce à la très amicale collaboration de C. CHAPPUIS, nous avons pu disposer de quelques enregistrements de cris et surtout de chants de cette espèce. Nous présentons sur les fig. 1-4 une série de sonogrammes qui ne prétendent toutefois aucunement constituer un inventaire des vocalisations émises par les individus de cette espèce, ni même un aperçu du type de variation géographique que l'on peut rencontrer : ce genre d'étude nécessiterait bien davantage de matériel et une analyse acoustique beaucoup plus détaillée. Néanmoins, ils illustrent les principaux types d'émissions vocales produits par le Gobe-mouche gris et, surtout, permettent de décrire les sons d'une manière beaucoup plus rigoureuse et objective que les onomatopées ou autres transcriptions phonétiques que l'on trouve habituellement dans la littérature relative à cet oiseau.

Type de note isolée (fig. 1 A)

Ce cri est émis par un mâle tandis que sa femelle chasse à une vingtaine de mètres de là. Il peut donc s'agir d'un cri de contact entre partenaires d'un couple.

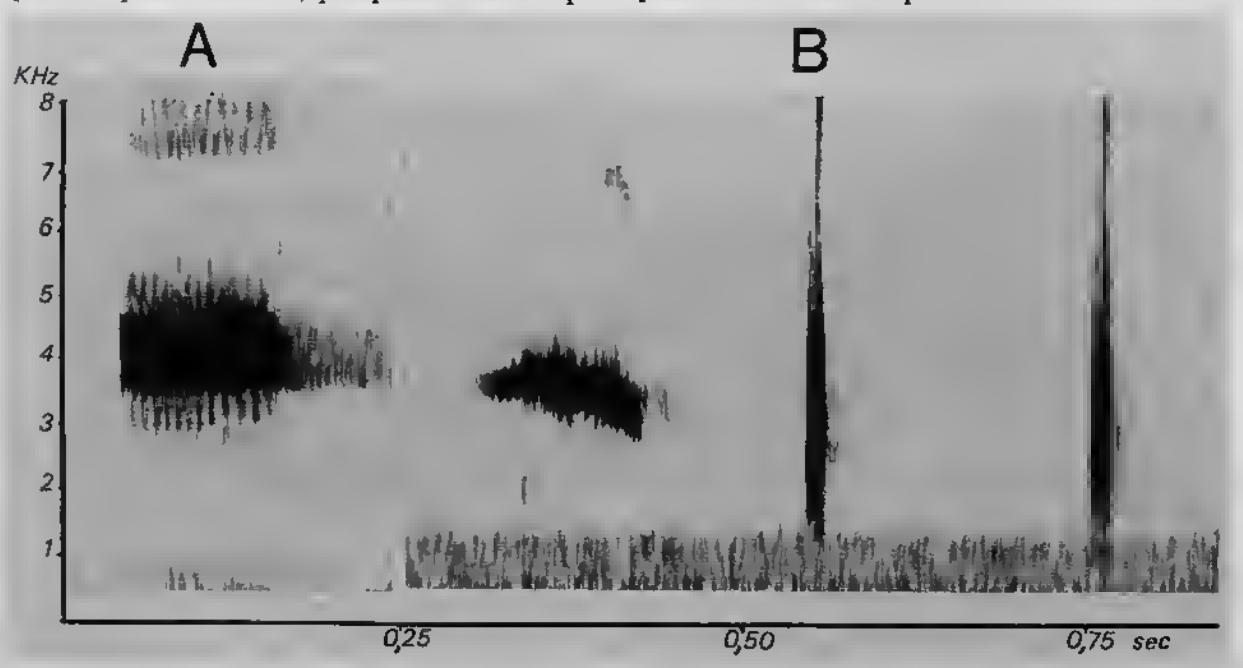


FIG. 1. — Cris de *Muscicapa striata*.
A : type de note isolée. B : cri d'alarme. (Enregistrements C. CHAPPUIS).
Note : l'échelle des fréquences est erronée ; les valeurs doivent être doublées (échelle 160-16 000 Hz, non pas 80-8 000 Hz).

Source : MNHN, Paris

La note est rapidement modulée en fréquence (fréquence de modulation de 100 Hz) et montre une concentration d'énergie entre 7 et 9 KHz répartie sur deux bandes (l'une entre 7 000 et 7 700 Hz, l'autre entre 8 300 et 9 000 Hz) qui peuvent cependant être considérées comme les harmoniques, renforcées, d'ordre 6 et 7 d'un même son dont le fondamental serait modulé entre 1 170 et 1 280 Hz. La durée de la note est de 126 millisecondes. On remarquera aussi l'attaque très franche qui la rend fort localisable.

Cri d'alarme (fig. 1 B)

C'est le « tsii-tec-tec » bien connu des ornithologistes. Ce cri est émis à l'approche d'un prédateur, au voisinage du nid, ou des jeunes récemment envolés, ou simplement lorsqu'on vient trop près d'un individu qui chasse.

Il existe en fait une gradation dans l'émission de ce cri. Parfois l'oiseau n'émet que la première note : inquiétude envers l'observateur ou un animal quelconque ; c'est peut-être aussi cette note qui est émise lorsqu'est détecté un rapace mobile. Les notes brèves et cliquetantes sont ajoutées dans le cas d'un prédateur terrestre ou d'un rapace immobile : ces cris composites peuvent alors être émis en séries très rapides et être accompagnés de claquements de bec (barcèlement).

On remarquera l'attaque très diffuse de la première note, d'une durée de 134 ms, qui est sifflée, modulée en amplitude et en fréquence : elle débute à 7 000 Hz, monte à 7 500 Hz et s'achève à 6 170 Hz. Les deux notes suivantes (chacune d'une durée de 14 ms), qui ne sont qu'une répétition de la même, sont, acoustiquement parlant, des bruits blancs où l'énergie est, cependant, concentrée entre 3 et 10 KHz. Dans son ensemble, le cri apparaît comme une vocalisation rythmique : les intervalles (mesurés d'attaque à attaque) entre la 1re note et le premier claquement (252 ms) et entre celui-ci et le suivant (207 ms) sont du même ordre de grandeur.

Chant (fig. 2-4)

Le chant contribue peut-être, chez cette espèce, davantage à un rôle sexuel qu'à une fonction territoriale bien que les conditions de son émission n'aient jamais fait l'objet d'une étude détaillée. Il nous a semblé que les chants à rythme lent, paraissant une succession de notes non regroupées en motifs, étaient les plus couramment émis. Lors des conflits territoriaux où les antagonistes se trouvaient rapprochés, nous avons entendu des chants de combat, au rythme plus rapide et où l'émetteur paraissait lancer des phrases successives.

Les figures 2 à 4 illustrent une séquence du chant d'un individu enregistré près de Rouen, Seine-Maritime (fig. 2) ainsi que, pour montrer d'autres types de notes, quelques-unes de celles d'un oiseau marocain (fig. 3) et une autre séquence, également prise près de Rouen, dans un « groupe » de 6 individus en lent déplacement sur une lisière le 18 mai 1975, oiseaux vraisemblablement en migration mais dont les vocalisations ont sans doute une fonction territoriale (fig. 4).

Pour caractériser les fréquences utilisées par le Gobe-mouche gris, nous nous sommes inspiré de la méthode de KREUTZER (1973) pour établir, entre 0 et 16 KHz, la constance de la répartition de l'énergie par intervalle de fréquence de 1 KHz, en procédant à une analyse note par note. Nous n'avons, sur les sonogrammes examinés, retenu que les zones de concentration d'énergie : celles qui paraissent noires sur les tracés. Nous avons ainsi examiné 27 notes prises au hasard dans 3 chants différents. La fig. 5 donne le résultat de notre investigation et indique, pour chaque classe de fréquence, la proportion de notes examinées qui montraient une concentration d'énergie à ce niveau. Le spectre des fréquences utilisées s'avère particulièrement large mais souligne néanmoins la nette prépondérance de celles comprises entre 6 et 9 KHz.

À partir du chant (C), nous pouvons établir les caractéristiques temporelles du tableau 1.

TABLEAU 1. — Caractéristiques temporelles du chant de *Muscicapa striata*.

	N	Durée (en ms)	Écart-type (en ms)	Coefficient de variation
Notes	12	175,5	92,54	52,7 %
Silences	11	1418,5	1448,23	102,1 %
Intervalles	11	1594,5	1497,90	93,9 %

Pour ce faire, nous avons considéré comme une seule note binaire deux éléments très rapprochés (à moins de 20 ms) par rapport aux

Source : MNHN, Paris

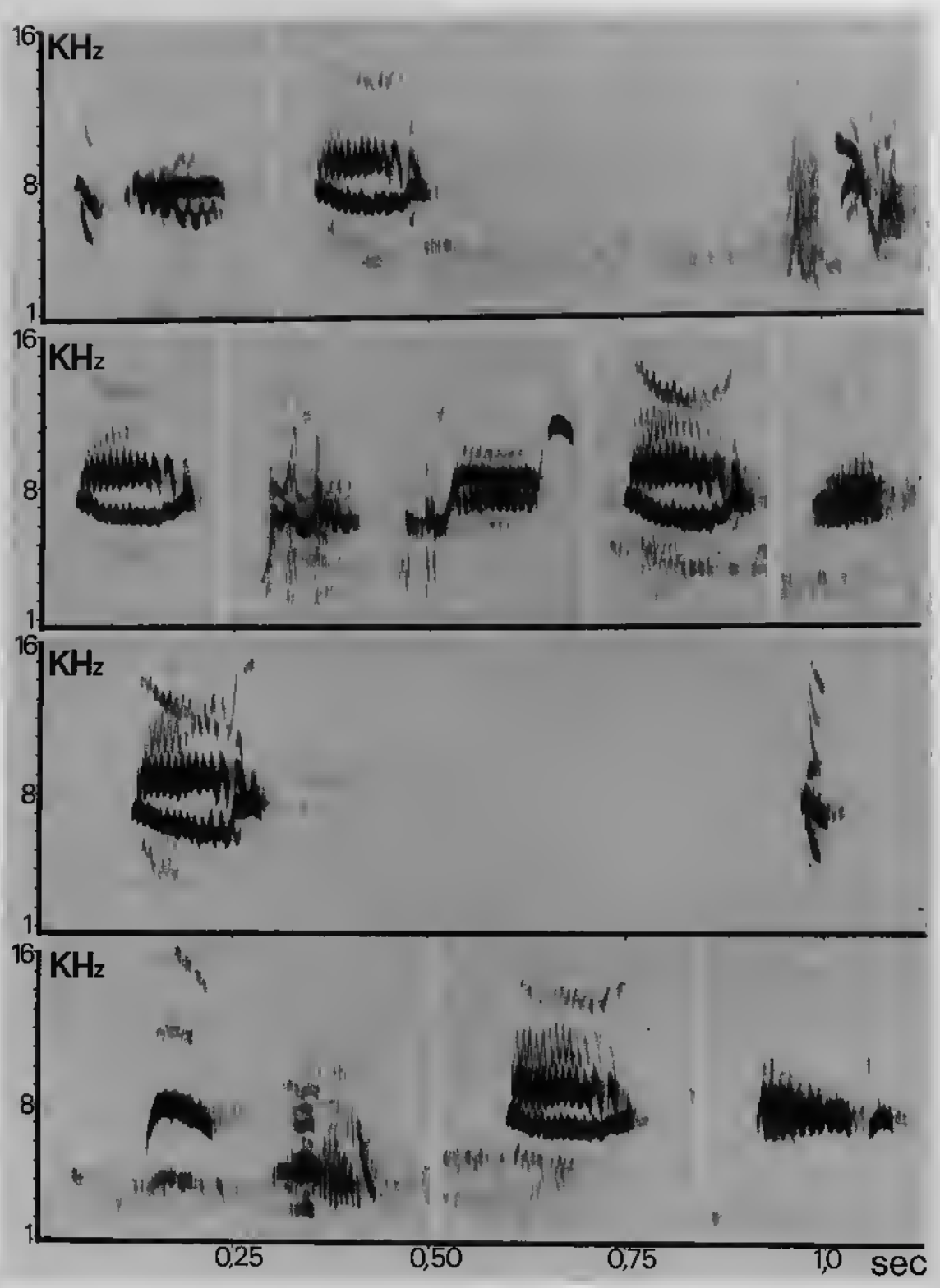


FIG. 2. — Chant de *Muscicapa striata*.

Divers motifs èmis par un mâle enregistrè près de Rouen (Seine-Maritime) par C. CHAPPUIS. Noter la fréquente utilisation de la double tonalité.

Source : MNHN, Paris

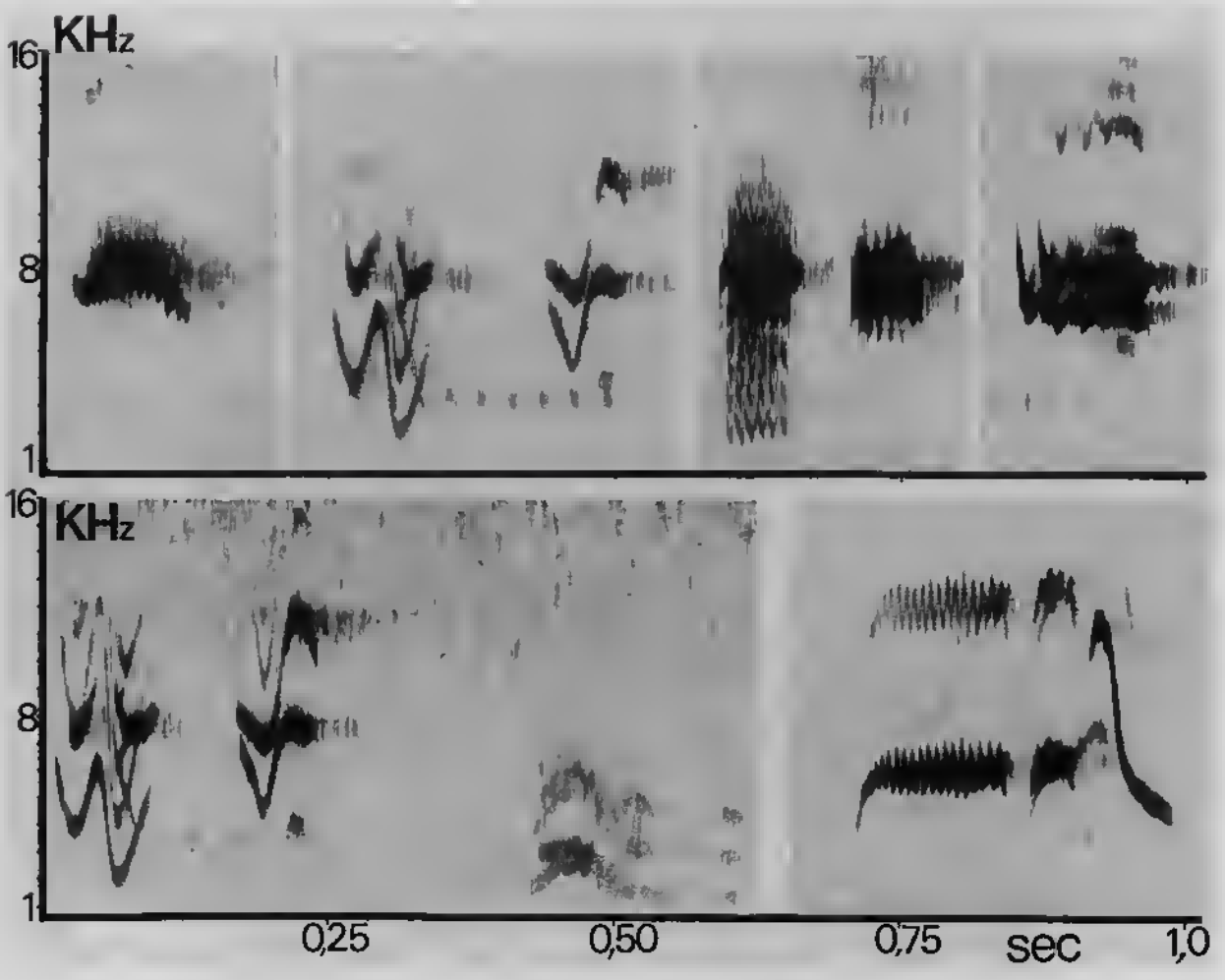


FIG. 3. — Chant de *Muscicapa striata.*
Divers motifs émis par un mâle enregistré au Maroc par C. CHAPPUIS.

silences qui les précèdent et les suivent. Dans le calcul de la durée des silences entre notes, nous n'avons bien sûr pas tenu compte des silences séparant les éléments d'une note composée. Les intervalles ont été mesurés de l'attaque d'une note à celle de la note qui la suit.

On notera le rythme d'émission relativement lent : en moyenne une note par 1,5 seconde, et aussi le fait que les sons ne sont répartis que dans seulement 12 % du temps d'émission.

Si certaines notes ou éléments de notes sont sifflés, la plupart apparaissent vibrés, très modulés en fréquence (sur 8 de telles notes dans la séquence de la fig. 2, nous obtenons une fréquence moyenne de modulation de 116,5± 16,7 Hz) d'où ce côté grinçant du chant du Gobe-mouche gris. On remarquera aussi les répétitions de certaines notes.

Une autre particularité sur laquelle nous devons attirer l'attention est la très fréquente émission simultanée par l'oiseau de deux sons indépendants, chacun possédant sa fréquence propre. Nous reviendrons là-dessus plus loin, toutefois, dès maintenant, nous devons insister sur un phénomène bien connu des acousticiens mais qui paraît ignoré de beaucoup des ornithologistes qui procèdent à des analyses audiospectrographiques. Il s'agit de la recombinaison de deux sons émis simultanément : ils donnent naissance à deux autres sons, le *différentiel* dont la fréquence est égale à la différence de celles des deux sons qui se combinent, et l'*additionnel*

Source : MNHN, Paris

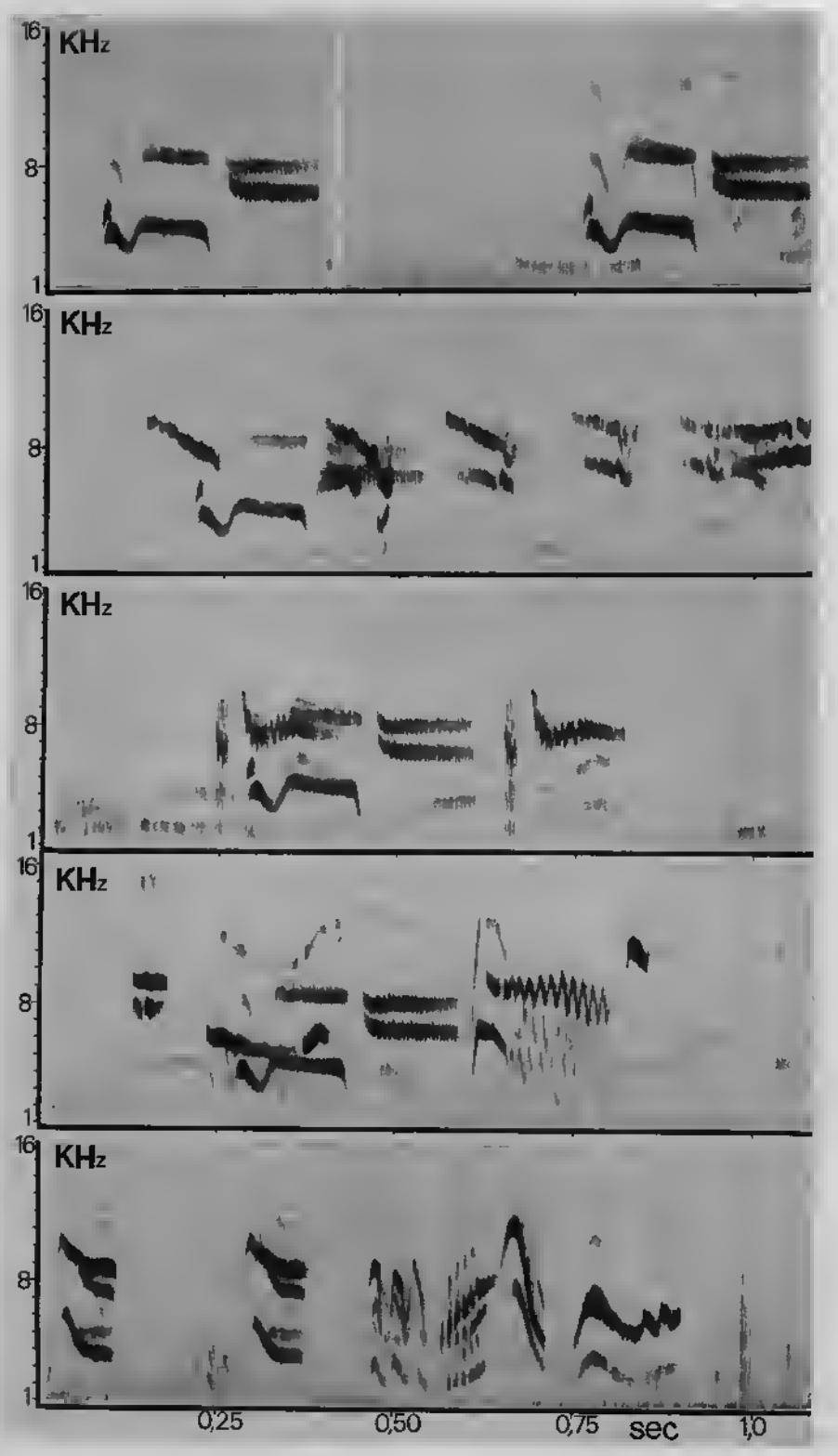


FIG. 4. — Chant de *Muscicapa striata*.
Divers motifs émis par plusieurs individus, très probablement en migration, enregistrés par C. CHAPPUIS près de Rouen (Seine-Maritime).

Source : MNHN, Paris

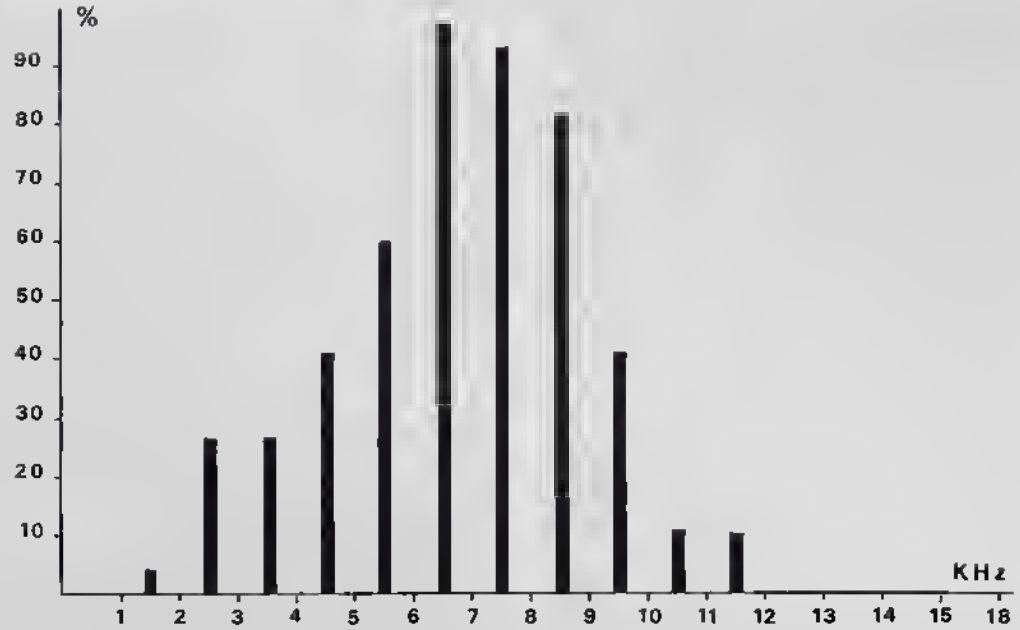


FIG. 5. — Utilisation relative des diverses bandes de fréquence dans le chant de *Muscicapa striata*.

dont la fréquence est égale à la somme de celles des deux sons simultanés. Ces sons de recombinaison — dont nous donnons une illustration sur la fig. 6 qui reprend l'un des tracés de la fig. 3 — apparaissent sur les sonagrammes et peuvent prêter à confusion, et laisser croire à l'existence de 4 sons indépendants alors qu'en réalité ils ne sont que 2. Les sonogrammes que nous présentons illustrent bien la régularité de ce « chant à deux voix ».

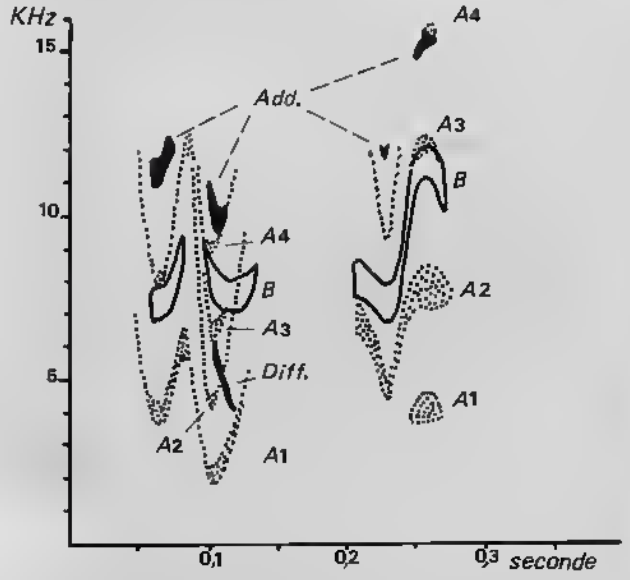


FIG. 6. — Double tonalité : illustration de la recombinaison de deux sons émis simultanément.

1er son : A (les indices 1, 2, 3 ... désignent le fondamental puis les harmoniques). 2e son : B. Diff. = différentiel (B — A). Add. = additionnel (B + A).

NIDIFICATION

Le choix du site où sera édifié le nid paraît le fait du mâle (GÉROUDET, 1957). En revanche, la construction incombe à la femelle que son conjoint accompagne fréquemment mais sans bâtir, ni même collecter ou transporter des matériaux (SUMMERS-SMITH, 1950 ; SIMON, 1985), toutefois sa participation effective a déjà été signalée (WITHERBY *et al.*, 1944 ; VON HAARTMAN, 1969).

Évoquer dans le détail les sites dans lesquels ont été trouvés les nids du Gobe-mouche gris nous entraînerait trop loin : nous renvoyons aux travaux cités plus haut en référence. Nous dirons simplement qu'il affectionne, en forêt, les fourches des grosses branches, les rejets contre les troncs, les larges crevasses des écorces, les cavités éventrées dans les tiges pourries... Autour des habitations, il recherche les arbres fruitiers, notamment ceux en espaliers, les murs recouverts de lierre ou de vigne-vierge, les niches dans les

Source : MNHN, Paris

murailles... Nous insisterons sur le fait que cet oiseau n'est nullement un nicheur cavitaire, contrairement au Gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca*. Ceci explique qu'il ne s'installe quasiment jamais dans les nichoirs artificiels (sauf ceux désignés à cet effet — cavités très ouvertes —, et encore son taux d'occupation est-il très faible) : d'où l'absence de travaux détaillés sur sa biologie, en contraste avec les nombreuses études sur le Gobe-mouche à collier *F. albicollis* et, surtout, sur le Gobe-mouche noir *F. hypoleuca*.

Le nid est en général placé entre 2 et 5 m de hauteur ; en Finlande, VON HAARTMAN (1969) fait état d'une moyenne de 2,7 m pour 731 nids établis entre 0 et 20 m tandis que DEMENTIEV & GLADKOV (1954) donnent une valeur moyenne de 2,9 m pour 82 mesures. Le nid consiste en une construction, plus ou moins épaisse, de mousse entassée, incluant des morceaux de tiges sèches, de menues racines, des lichens, des brins de paille, du crin, des lambeaux d'écorce, des fibres végétales, et le tout plus ou moins bien assemblé à l'aide de toiles d'araignées. La coupe interne apparaît plus soignée, garnie de crins, de flocons de laine et, à l'occasion, de plumes. DEMENTIEV et GLADKOV fournissent les mensurations suivantes (en mm) : diamètre externe : 100-180, hauteur : 40-50, diamètre de la coupe interne : 50-60, profondeur : 40-50. La construction requiert d'habitude 4 à 6 jours, parfois jusqu'à 12, ou seulement 2 (RYVES, 1943 ; RIVIÈRE, 1949 ; SUMMERS-SMITH, 1950 ; SIMON, 1985).

Les accouplements s'observent déjà pendant la construction du nid, souvent accompagnés de nourrissages de la femelle par le mâle. La femelle quémande de la nourriture comme le ferait un oisillon, en déprimant les rectrices, relevant les sus-caudales, abaissant et faisant vibrer les ailes : le mâle lui donne souvent la béquée lors d'un bref vol sur place devant elle. Lors de la sollicitation à l'accouplement, la femelle agit de même, sauf que cette fois, elle relève les rectrices (SUMMERS-SMITH, 1950).

La ponte s'effectue au rythme d'un œuf par jour et, normalement, se compose de 3 à 6 œufs, très rarement de 2 ou de 7 à 9, avec une moyenne comprise entre 4 et 5. Le nombre d'œufs par ponte évolue dans le sens d'une diminution progressive au cours de la saison : cf. les données britanniques de SUMMERS-SMITH (1952) et de O'CONNOR & MORGAN (1982), finlandaises de VON HAARTMAN (1969) et suisses de EGGENBERGER (*in* GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1962).

Les secondes pontes normales existent mais ne paraissent pas très fréquentes (20 % des couples selon SUMMERS-SMITH, 1952). En revanche, les pontes de remplacement, lorsque la précédente a été détruite, sont nombreuses. Les véritables deuxièmes pontes peuvent occasionnellement être déposées dans le même nid après le départ de la première nichée ; la plupart du temps, elles le sont dans un autre, alors que les premiers jeunes n'ont pas encore pris leur essor.

Les œufs, à fond blanc verdâtre à bleuâtre, tacheté de brun-rouge ou de brun-gris, voire de gris violacé, souvent avec une accumulation des macules en calotte au gros pôle, mesurent en moyenne 18,5 × 14 mm.

L'incubation est, presque en règle générale, assurée par la femelle, toutefois des observations existent qui montrent une participation du mâle, occasionnelle (OWEN, 1935 ; ECKE, 1937 ; NIETHAMMER, en note infrapaginale p. 628 *in* STEINFATT, 1937 ; DELAMAIN, 1952), mais parfois régulière (SIMON, 1985). Elle dure 12 à 14 jours, parfois moins, exceptionnellement jusqu'à 16 jours (voir notamment les données présentées *in* SUMMERS-SMITH, 1952 ; GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1962 et VON HAARTMAN, 1969). Ces valeurs ont été obtenues à partir des fiches de nids établies par de nombreux observateurs. Compte tenu des imprécisions dans les méthodes et du fait que l'incubation peut commencer à la ponte de l'avant-dernier œuf, on comprend que les estimations se situent dans une fourchette assez large. Il importerait toutefois d'étudier si de trop fréquents dérangements (nids très exposés à des passages humains par exemple) n'augmenteraient pas la durée de l'incubation.

Tous les auteurs (SCHUSTER, 1907 ; MEYLAN, 1930 ; STEINFATT, 1937 ; ECKE, 1938 ; SUMMERS-SMITH, 1950 ; SIMON, 1985) qui ont suivi des nids, indiquent que, lors de l'incubation, le mâle nourrit, au moins occasionnellement, la femelle qui s'alimente beaucoup par elle-même. BROWN (1940) et VON HAARTMAN (1969) précisent que le mâle fournit ainsi de la nourriture à sa partenaire 2 à 4 fois par heure. Seul DAVIES (1977) a établi que, durant la ponte, la femelle recevait ainsi 15,4 % de ses proies et 3,1 % lors de l'incubation. Pendant la couvaison, la femelle tient le nid, toujours selon DAVIES, pendant des périodes de 16,7 ± 1,4 mn et s'absente pendant des laps de

Source : MNHN, Paris

temps de 7,0±0,6 mn. Cependant, STEINFATT (1937) fournit le détail de quelques séances d'affût qui montrent des séquences d'incubation de 3/4 à 1 h, interrompues par de brèves (5 à 10 mn) phases de recherche alimentaire. Ceci nous ramène à notre remarque à propos de la variabilité de la durée de l'incubation en fonction des dérangements. DAVIES insiste aussi sur le fait que la femelle s'alimente dans un rayon de 20 m autour du nid, le mâle chassant plus loin, jusqu'à 150 m et il remarque aussi que ce dernier cède toujours la place à sa partenaire quand elle vient se nourrir [1].

La durée du séjour des jeunes au nid est très variable : elle dépend des conditions atmosphériques, des capacités de nourrissage des adultes, de la taille des nichées... Dans les îles britanniques, SUMMERS-SMITH (1952) arrive à une moyenne de 13,4 jours et un intervalle de 10 à 17 jours pour 110 nids. GÉROUDET (1957) donne 11 à 15 jours tandis que, pour la Suisse seulement, EGGENBERGER (*in* GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1962) fournit des observations de 12 à 19 jours, mais des valeurs groupées autour de 14-15 jours. En Finlande, VDN HAARTMAN (1969) calcule une moyenne de 13,1 jours (10-16 j) pour 19 nids tandis qu'en U.R.S.S., DEMENTIEV & GLADKOV (1954) indiquent 13-14 jours comme durée la plus générale.

La femelle couvre les jeunes de moins en moins durant la première semaine (de 43 mn/h le 2e jour à moins de 2 mn/h le 6e, SUMMERS-SMITH, 1950). Les deux adultes nourrissent la nichée ; au début, quand sa partenaire tient encore le nid, le mâle lui donne ses proies qu'elle transmet aux oisillons. STEINFATT (1937), observant en continu une nichée de 4, les derniers jours avant l'envol, fait état d'une cadence de 1 nourrissage toutes les 4-5 mn. SUMMERS-SMITH (1950), corroborant les données de RIVIÈRE (1949), trouve une augmentation régulière des apports de nourriture du début à la fin de l'élevage au nid : 18 par heure le 1er jour, 35 le 13e. Ce sont des valeurs quasi identiques que fournissent DEMENTIEV & GLADKOV (1954) qui sont aussi les seuls à donner des indications sur la croissance pondérale des oisillons (fig. 7).

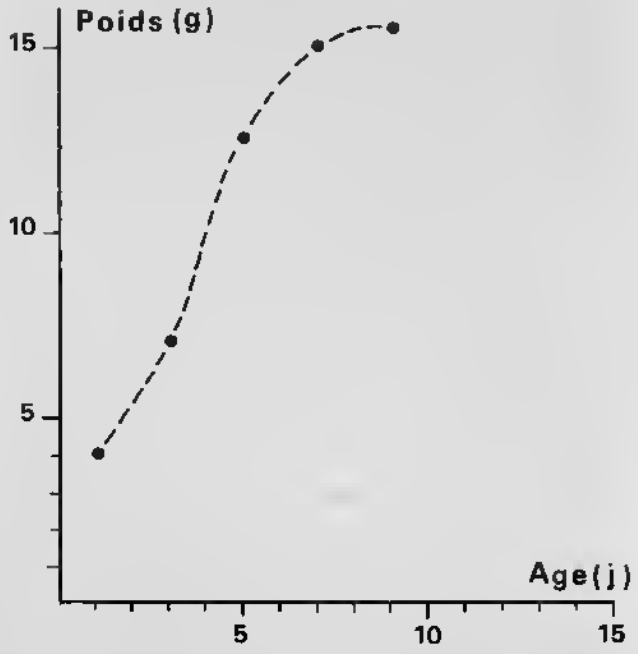


FIG. 7. — Courbe de croissanec pondérale de *Muscicapa striata*, d'après les données de DEMENTIEV & GLADKOV (1954).

Le nid est maintenu propre par les adultes tout au long de sa période d'utilisation. Seul SUMMERS-SMITH (1950) parle de sa défense par des claquements de bec et des « tzucc » d'alarme contre *Passer domesticus, Erithacus rubecula* et *Turdus philomelos*. Ces oiseaux ne sont pas des prédateurs mais pourraient supplanter le gobemouche dans l'occupation du site du nid ou en dérober les matériaux.

Si VON HAARTMAN (1969) indique que les jeunes peuvent être nourris jusqu'à 19 jours après leur envol, seul DAVIES (1976) a étudié la période d'émancipation. L'envol se produit parfois en deux vagues : le mâle nourrit alors les oisillons qui sont partis, tandis que la femelle se charge de ceux qui restent. Durant la première semaine après leur essor, les jeunes demeurent

1. Dans son article de 1977, DAVIES veut tester la recherche optimale de nourriture (« optimal foraging »). Si ses résultats vont, dans l'ensemble, dans le sens de la théorie, ils souffrent de ce que n'ont pas été prises en compte l'acuité visuelle de l'espèce et les distances auxquelles sont capturés les insectes. En effet, comme le souligne fort justement MAIORANA (1981), la détection des proies d'une taille donnée diminue à mesure que celles-ci sont plus éloignées du chasseur. Or, le volume d'espace surveillé augmentant avec la distance, la densité et la diversité des proies apparaîtront, dans le champ visuel de l'oiseau, fort différentes de ce qu'elles sont réellement. Même en capturant au hasard toutes les proies qu'il détecte, l'oiseau paraîtra opérer une sélection.

Source : MNHN, Paris

dans le secteur du nid, bien cachés, passant souvent la journée sur le même perchoir : ils crient et les parents leur apportent de la nourriture. Pendant la deuxième semaine, ils deviennent plus actifs et circulent avec les adultes, crient de plus en plus (selon DAVIES, les adultes ne leur donnent la becquée que s'ils crient), tout en s'alimentant aussi de plus en plus souvent par eux-mêmes. Au bout de 17-18 jours, ils cessent de crier et acquièrent leur indépendance.

MUE

Nous rappellerons simplement que, chez cette espèce, la mue internuptiale, qui intervient entre la mi-novembre et le début de février dans les quartiers d'hivernage est complète. Elle est caractérisée par un certain nombre de particularités dans le remplacement des plumes des ailes et de la queue, la plus remarquable étant le renouvellement selon un mode centripète des rémiges primaires, non pas centrifuge comme chez les autres passereaux (DIESSELHORST, 1961 ; STRESEMANN, 1963).

PRODUCTION ET MORTALITÉ

Il n'existe aucune statistique sur le nombre moyen de jeunes qu'un couple de Gobe-mouches gris élève réellement chaque année dans une population donnée. SUMMERS-SMITH (1952) a publié des taux de réussite à partir des fiches établies sur 548 nids dans les îles britanniques. Il trouve ainsi que 78 % des œufs pondus parviennent à éclore et que 81 % des jeunes éclos arrivent à l'envol.

Il n'existe apparemment aucune estimation du taux de survie ni pour les jeunes, ni pour les adultes.

MUSCICAPA CASSINI

La littérature relative à la biologie de la reproduction de cet oiseau ne concerne guère que les périodes de nidification, les sites de nid et le nombre d'œufs pondus. Ne serait-ce que par leur originalité, les données que nous avons recueillies méritent d'être développées.

UNITÉ SOCIALE

L'espèce vit en couple selon un système d'appariement de type monogame. Nous suspectons fort que les paires soient constituées de manière définitive. Toutefois, nous n'avons pas pu le prouver, faute d'avoir suivi des oiseaux individualisés par marquage particulier. Les liens entre les partenaires ne demeurent pas constants au long du cycle annuel. S'ils sont très serrés durant la période de reproduction, ils se relâchent en dehors de celle-ci, notamment pendant la grande saison sèche, mais ils ne disparaissent toutefois pas.

TERRITORIALITÉ

Nous avons déjà indiqué (ERARD, 1987) qu'en raison de sa localisation exclusive au bord de l'eau, cette espèce défend des territoires linéaires. De mai à octobre, les partenaires du couple évoluent chaque jour séparément, entre 50 et 150 m l'un de l'autre, sur toute la bande de rivage qu'ils partagent. Ils gardent cependant de fréquents contacts entre eux quand ils se rapprochent à quelques mètres ou, plus souvent, à 20-30 m l'un de l'autre, contacts surtout visuels mais aussi acoustiques, à faible distance. D'octobre à avril, les deux oiseaux demeurent beaucoup plus souvent ensemble et circulent bien moins le long de la rive. Ils se cantonnent davantage dans trois ou quatre secteurs bien précis dont l'un verra se dérouler la nidification.

Le territoire est manifestement défendu durant toute l'année. Les conflits territoriaux ont lieu non seulement entre congénères, selon toute vraisemblance entre mâles exclusivement, les femelles restant neutres, mais aussi entre *M. cassini* et *Fraseria cinerascens*. Nous reviendrons

Source : MNHN, Paris

là-dessus à propos de cette dernière espèce qui attaque *cassini* quand celui-ci pénètre sur son territoire ou, plus simplement, s'en rapproche.

Les querelles territoriales entre congénères sont peu fréquentes, il nous fut néanmoins donné d'en observer quatre. À distance, le propriétaire du territoire émet un chant très véhément, pratiquement continu, dans l'attitude que nous avons représentée sur la fig. 8 C : l'oiseau se tient ailes pendantes, poignets écartés du corps, tarses fléchis, dans la direction de son adversaire, tout en relevant et abaissant lentement et spasmodiquement les rectrices fermées. Si l'intrus traverse les limites du canton, il est alors vivement refoulé et harcelé dans un vol au cours duquel le poursuivant claque vigoureusement des ailes et surtout du bec. Nous avons ainsi assisté à une querelle durant laquelle, sur une distance de plus de 350 mètres, un mâle en a, de la sorte, raccompagné un autre hors de son territoire. Avant l'attaque, alors qu'il était à quelques mètres seulement de l'intrus, le mâle a été vu adopter des attitudes de menace analogues à celles de la fig. 8 C, mais caractérisées par les rectrices à demi déployées, très ramenées vers l'avant, par la projection de la tête, bec ouvert, dans la direction de l'opposant et par les poignets largement décollés du corps. Dans les conflits avec *F. cinerascens*, nous l'avons observé (apparemment toujours des mâles, d'après la coloration) adoptant, à l'approche de l'autre espèce, l'attitude illustrée sur la fig. 8 D qui rappelle beaucoup celle de la fig. 8 C, contre un congénère ; toutefois, l'arrière-train est ici maintenu en position plus basse et la tête plus relevée : composantes d'un envol ou plutôt d'une esquive potentielle. De fait, à chaque agression de *cinerascens, cassini* répond par la fuite et va se réfugier dans les espaces dégagés, au-dessus de l'eau. Il y reste immobile, dans des positions de soumission qui montrent toutefois qu'il demeure prêt à un départ précipité, si son antagoniste s'obstine à le poursuivre (fig. 8 E et F).

Bien que pour certains non strictement liés aux problèmes territoriaux, nous pouvons quand même évoquer ici quelques comportements que l'on observe tout au long du cycle annuel.

Parmi les activités de confort ou de soins corporels, nous mentionnerons le grattage de la tête par la méthode dite indirecte (« indirect head-scratching » des auteurs anglophones). Dans notre cas des gobe-mouches gabonais, ce type de comportement ne nous est d'aucune utilité en matière de systématique comme auraient pu le faire croire les suggestions de certains auteurs (cf. SIMMONS, 1961) car toutes les

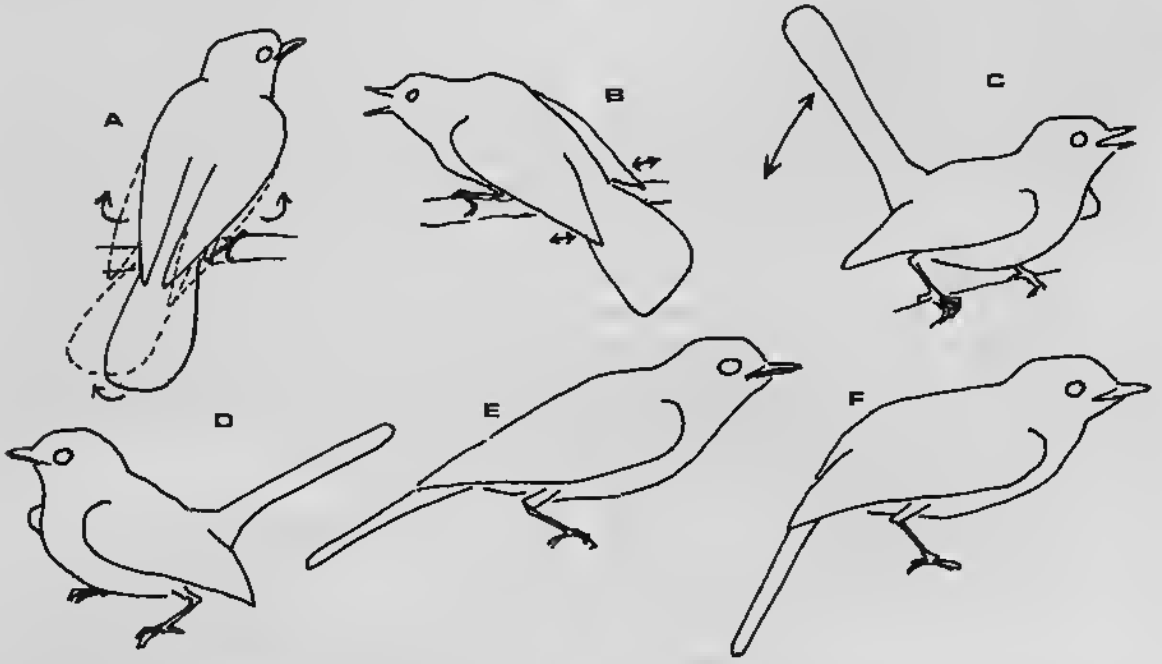


FIG. 8. — Attitudes de *Muscicapa cassini* à l'encontre d'un prédateur (A et B) ou d'un intrus lors d'un conflit territorial (C-F).

Source : MNHN, Paris

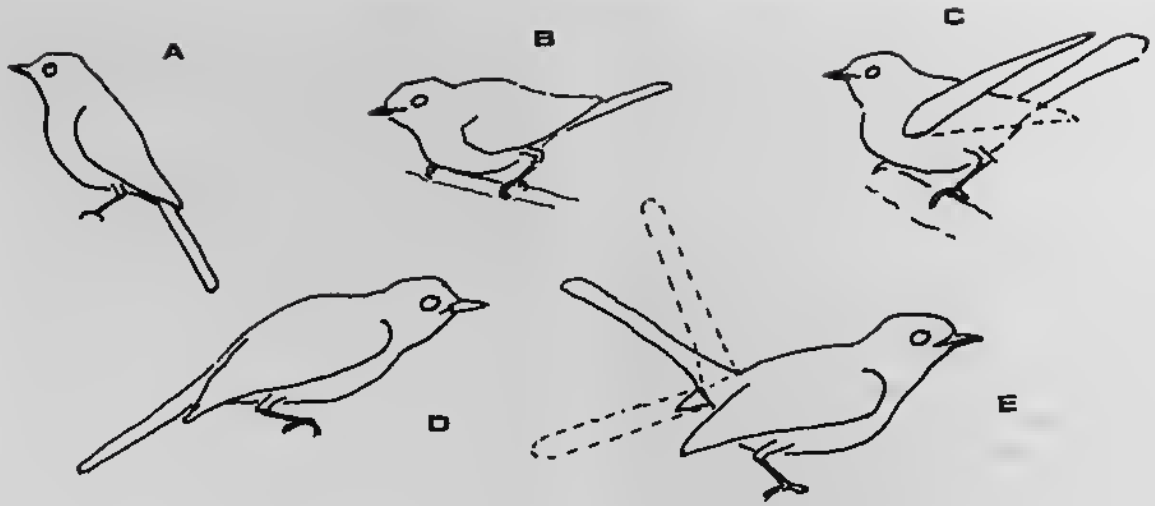


FIG. 9. — Attitudes d'inquiétude, d'alerte et d'alarme chez *Muscicapa cassini*.

espèces le pratiquent de la même façon. Nous signalerons aussi les bains que cet oiseau prend, d'ordinaire durant les heures chaudes de la journée et avant d'intensifier son activité de chasse en fin d'après-midi. Perché entre 0,5 et 1 m de hauteur, généralement sur un moignon de branche ou de tronc émergeant, il se laisse tomber à la surface de l'eau en plongeant comme un petit martin-pêcheur mais il n'immerge que le ventre, rarement plus. Revenu sur son perchoir, il s'ébroue ou s'étire vers l'avant, en gonflant son plumage et en faisant vibrer ses ailes qui se croisent rapidement au-dessus du dos. Les rectrices sont étalées et vivement secouées, puis l'oiseau lisse consciencieusement, une à une, les plumes de contour, notamment celles des flancs, des épaules, du dos, ainsi que les rémiges primaires.

À l'approche d'un animal qui l'intrigue, ou simplement d'un observateur, l'oiseau montre des signes d'inquiétude en redressant sa posture normale d'affût (fig. 9 A) dans une attitude qui peut être encore plus nettement verticale que celle illustrée. Si l'intrus continue à progresser dans la direction de l'oiseau, celui-ci adopte alors une position plus horizontale, accroupi sur ses tarses (fig. 9 B), pour finalement alarmer en silence, en relevant spasmodiquement une aile et les rectrices fermées (fig. 9 C). L'alarme peut toutefois inclure des vocalisations particulières (voir plus loin) tandis que l'oiseau alterne une posture accroupie (fig. 9 D) et une autre, avec les ailes tombantes et un relèvement lent des rectrices (fig. 9 E). Ce genre de comportement s'observe dans les situations où un danger, imminent et sérieux, menace les oiseaux : observateur ou prédateur qui demeure dans le secteur où se tient le couple, ou à proximité du nid. Nous avons ainsi assisté à de telles manifestations de la part d'un couple après le passage d'un Naja aquatique *Boulengerina annulata* qui avait été harcelé par une paire de *Muscicapa sethsmithi*.

À l'égard d'un prédateur détecté à faible distance (serpent surtout), *M. cassini* montre un comportement de panique où les deux ailes sont très rapidement relevées en même temps, les rectrices déployées et rythmiquement, mais lentement, redressées à 30° au-dessus de l'horizontale (fig. 8 A), tandis que l'oiseau virevolte de gauche et de droite sur son perchoir. Souvent, pour harceler le prédateur, il adopte la posture de la fig. 8 B : tarses très fléchis, dos voûté, pointes des ailes agitées de rapides mouvements nerveux d'ouverture et de fermeture, rectrices abaissées et à demi étalées tandis que le bec, ouvert, pointe dans la direction de l'adversaire.

VOCALISATIONS

Dans l'analyse acoustique relative à cette espèce et aux suivantes, en nous inspirant de la nomenclature utilisée par GUYOMARC'H (1974) et par LEROY (1979), nous appellerons *unités* les sons qui donnent un tracé continu sur les so-

Source : MNHN, Paris

nogrammes, *éléments* les groupements d'unités différentes, ou la même unité répétée à intervalles de temps très brefs, *motifs* les ensembles d'éléments qui présentent entre eux des silences inférieurs à ceux qui séparent les motifs entre eux. Les motifs sont eux-mêmes regroupés en *phrases*, lesquelles constituent les *séquences* de chant.

Rien de bien précis n'a été publié sur les vocalisations de ce gobe-mouche. Seul SERLE (1950) fournit quelques indications sur le chant et des onomatopées de cris.

Types de notes isolées (fig. 10 A-C)

Nous présentons ici 3 types de cris unitaires :

— cri d'un mâle accueillant la femelle qui vient se percher à courte distance de lui (A). Il s'agit d'une note pulsée, à modulation de fréquence simple, d'une durée de 57 ms, et en fait constituée de deux sons indépendants : l'un (en partie masqué par la stridulation d'un insecte) culmine à 5 550 Hz, l'autre débute à 6 740 Hz, atteint 8 880 Hz et finit à 7 930 Hz. Si on pousse le niveau de reproduction du sonagraphe, on met en évidence l'additionnel ;

— cri de la femelle répondant au cri précédent (B). D'une durée de 73 ms, il correspond à la recombinaison de deux sons aux harmoniques 3 et 6 renforcées et modulées en fréquence de manière complexe, dont les fondamentaux varient entre 1 830 et 2 030 Hz pour l'un, et entre 2 390 et 2 590 Hz pour l'autre. Il existe une zone formantique entre 5,5 et 9,5 KHz ;

— cri d'un individu en vol (C). Le mâle accompagnait la femelle au nid où elle couvait : il précédait sa partenaire, les deux oiseaux se répondant mutuellement par des cris unitaires dont un seul fut correctement enregistré depuis la pirogue où nous nous tenions, sans qu'il nous soit possible de préciser le sexe de l'émetteur. Il s'agit d'une note gazouillée, ascendante et vibrée en final, d'une durée de 81 ms, constituée par les harmoniques d'ordre 6 et surtout 7 d'un son dont le fondamental varie entre 975 et 1 110 Hz : la seconde moitié est vibrée, avec une amplitude de 250 Hz et une fréquence de modulation de 156 Hz.

Motif émis par le mâle (fig. 10 D)

Cette série de notes pulsées et gazouillées fut émise par le mâle près du nid à l'arrivée de la femelle qui venait s'y installer pour couver.

Nous présentons un tracé dans l'échelle 80-8 000 Hz car celui en 160-16 000 Hz ne nous apprend rien de plus sur la gamme des fréquences utilisées, il montre simplement une répartition de l'énergie entre 1 500 et 7 000 Hz, surtout entre 3 000 et 7 000 Hz.

Si les deux premières notes ne comportent apparemment pas d'harmoniques, les trois suivantes correspondent aux harmoniques d'ordre 8 et 9 (fondamental modulé de 750 à 1 500 Hz) pour celle du milieu, et d'ordre 6 et 7 (fondamental modulé de 1 000 à 2 000 Hz) pour les deux autres.

Cris d'alarme (fig. 10 E-H)

Ces vocalisations sont émises dans les conditions que nous avons évoquées plus haut en décrivant les postures D et E de la fig. 9. Nous n'avons malheureusement enregistré que les cris émis par un seul couple ; nous ne sommes donc pas en mesure de nous prononcer sur la généralité du dimorphisme sexuel que montrent les sonogrammes. Il serait d'ailleurs à ce sujet intéressant et utile d'étudier de manière approfondie les vocalisations de cette espèce ; ceci pour analyser la variabilité, d'une part selon les sexes et, d'autre part, selon les individus. Il pourrait bien exister des mécanismes de reconnaissance acoustique interindividuels. Les observations de HOI (1987) le suggèrent mais force est cependant de reconnaître que les données de cet auteur manquent de précision et, de ce fait, n'emportent pas pleinement la conviction du lecteur.

a) *Cris rythmiques du mâle*

Ce sont des motifs élémentaires composés de 5 unités qui n'appartiennent en fait qu'à deux types de notes. La première note du motif est beaucoup plus longue que les suivantes qui peuvent être considérées comme des répétitions de la seconde. Chaque motif dure en moyenne 608 ms ($N = 3$; $\sigma = 53{,}7$ ms). Cependant, en modifiant notre position pour enregistrer la femelle, nous nous sommes rapprochés du mâle qui a alors émis en série mais sur un rythme plus lent, des notes du second type d'une durée moyenne plus longue : 48,3 contre 44 ms (fig. 10 F).

Les notes initiales montrent une répartition de l'énergie entre 4 900 et 14 600 Hz, avec une concentration entre 5 000 et 7 600 Hz. Leur

Source : MNHN, Paris

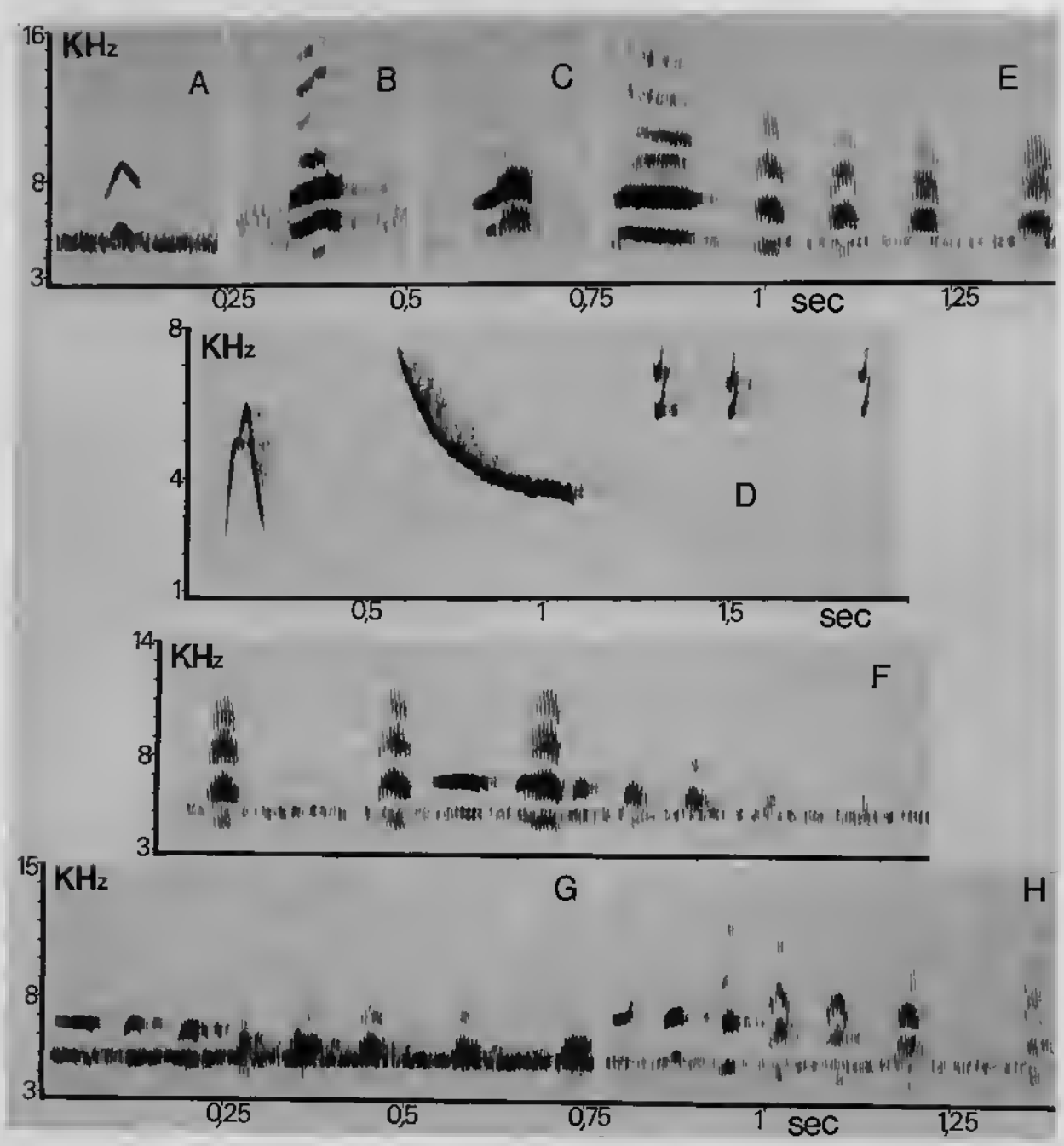


FIG. 10. — Cris de *Muscicapa cassini*.

A : cri du mâle ; B : cri de la femelle ; C : cri d'un individu en vol ; D : motif émis par le mâle ; E : alarme du mâle ; F : alarme du mâle et de la femelle ; G et H : alarmes de la femelle.

Source : MNHN, Paris

durée moyenne est de 113 ms. Elles sont en fait constituées de deux sons émis simultanément, de leurs harmoniques et de leurs recombinaisons renforcées dans une zone formantique entre 5 et 10 KHz. Le premier son apparaît sifflé, légèrement modulé en fréquence et en amplitude, le second est en revanche très vibré (fréquence de modulation de 178 Hz avec une amplitude de 710 Hz). Le tableau 2 rend compte des caractéristiques physiques de ces notes.

TABLEAU 2. — Organisation temporelle et fréquentielle des notes constitutives des motifs d'alarme émis par le mâle *Muscicapa cassini*.

Rang	Durée (ms)	Intervalle (ms)	Silence (ms)	Fréquence portante (Hz)		Fréquence (2e composante) (Hz)	
				min.	max.	min.	max.
1	113,3 3,06 2,7 %	189,7 14,05 7,4 %	76,3 11,02 14,4 %	4888,3 46,19 0,9 %	5126,3 183,02 3,6 %	7055,0 79,0 1,1 %	7160,7 121,22 1,7 %
2	44,3 4,16 9,4 %	98,0 5,29 5,4 %	53,7 9,45 17,6 %	2061,0 53,0 2,6 %	2211,0 15,59 0,7 %	— — —	— — —
3	43,7 5,03 11,5 %	112,7 8,33 7,4 %	69,0 3,46 5,02 %	1946,3 40,7 2,1 %	2061,0 26,0 1,3 %	— — —	— — —
4	44,3 1,15 2,6 %	164,3 40,25 24,5 %	120,0 39,89 33,2 %	1863,0 47,84 2,6 %	1999,3 40,7 2,0 %	— — —	— — —
5	43,7 2,31 5,3 %	— — —	— — —	1841,0 15,59 0,8 %	1972,7 30,6 1,6 %	— — —	— — —

Note : Les temps sont mesurés en millisecondes (ms) et les fréquences en Hertz (Hz). Pour chaque note de rang donné et pour chaque variable considérée sont successivement figurés de haut en bas : la moyenne, l'écart-type et le coefficient de variation. Seules sont indiquées les fréquences fondamentales.

Les notes du second type, pulsées, d'une durée moyenne de 44,9 ms ($N = 15$; $\sigma = 3,42$), présentent une modulation complexe de la fréquence. La fréquence portante varie non seulement au cours de la durée de la note mais aussi d'une note à l'autre selon le rang d'émission (tableau 2) ; elle est en outre modulée avec une fréquence moyenne de 180,4 Hz ($N = 15$; $\sigma = 7,45$) sur une amplitude de 520 Hz. Seules sont renforcées les harmoniques d'ordre 2 à 5, surtout 3, d'un fondamental variant de 1 919 Hz ($N = 15$; $\sigma = 88,5$) à 2 038 Hz ($N = 15$; $\sigma = 109,0$).

Dans ces motifs d'alarme, l'intervalle moyen d'une note à l'autre est de 141,2 ms ($N = 12$; $\sigma = 43,19$), les silences présentent une durée moyenne de 79,7 ms ($N = 12$; $\sigma = 31,49$).

Le tableau 2, basé sur l'analyse de 3 motifs, donne une idée de la faible variabilité de l'organisation des unités sonores composant chaque motif. On peut ainsi définir un motif d'alarme du mâle comme étant composé d'une longue note initiale à double tonalité, suivie de quatre autres, brèves, pulsées et à complexe modulation de fréquence, dont le rythme se ralentit et la fréquence décroît.

b) *Cris rythmiques de la femelle* (fig. 10 F-H)

Nos enregistrements de la femelle sont d'une moins bonne qualité que ceux du mâle, aussi l'analyse acoustique est-elle plus délicate et moins précise. Il apparaît cependant que l'on puisse caractériser ces cris comme des motifs de 6 à 8 notes et d'une durée moyenne de 650 ms. Le rythme est légèrement plus rapide et les

Source : MNHN, Paris

unités sonores plus courtes que chez le mâle. Le tableau 3 récapitule les principales caractéristiques des notes de 3 motifs différents. La variabilité est éminemment plus forte que chez le mâle. Le début des motifs est sifflé ou gazouillé mais, rapidement, les notes deviennent pulsées et vibrées (fréquence de modulation variant entre 190 et 215 Hz), tandis que le rythme se ralentit. L'un de nos sonogrammes suggère que la première note du tracé ne figurerait en fait que l'harmonique d'ordre 4 et non pas le son fondamental. Les notes suivantes montrent des harmoniques et il apparaît ainsi que, pour chacune d'elles, se trouvent principalement renforcées les harmoniques d'ordre 3 et 4, cette dernière nettement moins. Il existe en fait une zone formantique entre 6 et 8 KHz.

TABLEAU 3. — Organisation temporelle et fréquentielle des notes constitutives des motifs d'alarme émis par la femelle *Muscicapa cassini*.

Rang	1	2	3	4	5	6	7
Durée (ms)	51,3 20,55 40,0 %	22,7 1,15 5,1 %	24,0 5,29 22,0 %	31,3 1,15 3,7 %	34,0 3,61 10,6 %	29,7 8,74 29,4 %	30,0 13,89 46,3 %
Intervalle (ms)	98,3 23,50 23,9 %	75,0 3,46 4,6 %	71,7 8,33 11,6 %	78,3 3,06 3,9 %	101,0 9,85 9,8 %	145,7 25,54 16,8 %	— — —
Silence (ms)	47,0 3,46 7,4 %	52,3 4,16 7,9 %	47,7 7,57 15,9 %	47,0 3,46 7,4 %	67,0 8,72 13,0 %	116 24,25 20,9 %	— — —
Fréquence (Hz)	6579,0 285,81 4,3 %	2219,4 139,85 6,3 %	2149,0 180,19 8,4 %	2008,0 140,22 7,0 %	1946,3 124,56 6,4 %	1832,0 109,76 6,0 %	1832,0 109,76 6,0 %

Note : Temps exprimés en millisecondes, fréquences en Hertz. Dans chaque case figurent de haut en bas : moyenne, écart-type et coefficient de variation. Pour la 1re note, la fréquence indiquée est celle qui apparaît sur le tracé ; pour les autres, seule est mentionnée la fréquence fondamentale.

Cris rythmiques de la femelle sollicitant de la nourriture (fig. 11)

L'enregistrement dont nous présentons un sonogramme a été effectué près d'un nid où la femelle couvait. Quand elle quittait sa ponte, elle rejoignait le mâle, ou du moins un perchoir près de celui-ci, et là, en criant, sollicitait son conjoint afin qu'il lui apportât de la nourriture (voir plus loin et fig. 18 G).

À l'approche du mâle, les notes deviennent plus longues et, lorsque la femelle reçoit la proie, elle émet encore quelques cris brefs dont beaucoup d'harmoniques ont disparu.

Les unités sonores montrent une énergie répartie entre 5 775 et 15 400 Hz. Il s'agit en fait

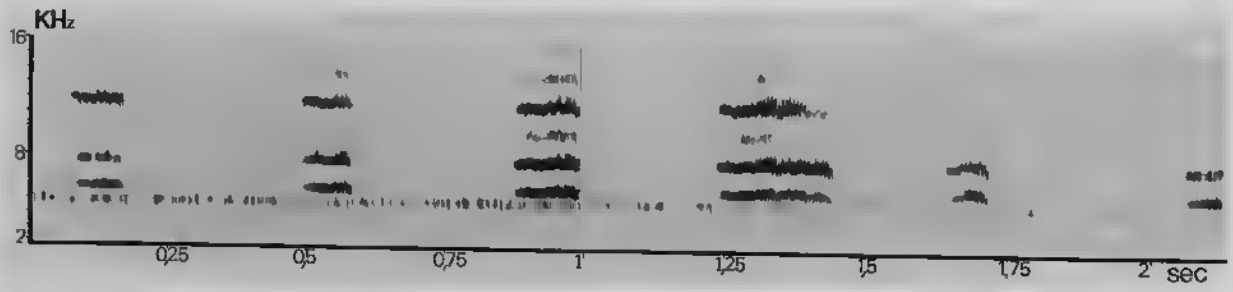


FIG. 11. — Cris de femelle *Muscicapa cassini* sollicitant le nourrissage de cour par le mâle.

Source : MNHN, Paris

des harmoniques d'ordre 3 à 8 (avec fort renforcement des 3, 4 et 6) d'un son fondamental de 1925 Hz modulé, d'une part, en amplitude et, d'autre part, dans la seconde moitié de la note, de manière complexe en fréquence (fréquence de modulation de 150 Hz avec une amplitude de 635 Hz). La durée des notes est très variable, de 73 à 207 ms, celle des silences aussi, de 196 à 338 ms ; en revanche, le rythme est plus régulier puisque les intervalles entre les notes demeurent groupés entre 365 et 425 ms.

Le chant (fig. 12-16)

Il est émis dans diverses situations, et à longueur d'année, avec cependant une baisse de fréquence d'avril à juillet. Nous l'avons entendu de la part de mâles qui défendaient leur territoire contre un congénère s'apprêtant à en franchir les limites, ceci dans l'attitude représentée sur la fig. 8 C. Durant les affrontements à courte distance, ou au cours d'expériences de repasse d'enregistrements, le chant accompagne les postures illustrées sur la fig. 18 C1 et C2.

En quatorze occasions, nous avons observé des mâles dans la position D de la fig. 18, chantant pour accueillir leur partenaire qui les rejoignait et s'installait à moins de 2 m d'eux. Lorsque le mâle se rapproche de la femelle et vient à moins de 5 m d'elle, il lui arrive fréquemment de lancer quelques phrases de son

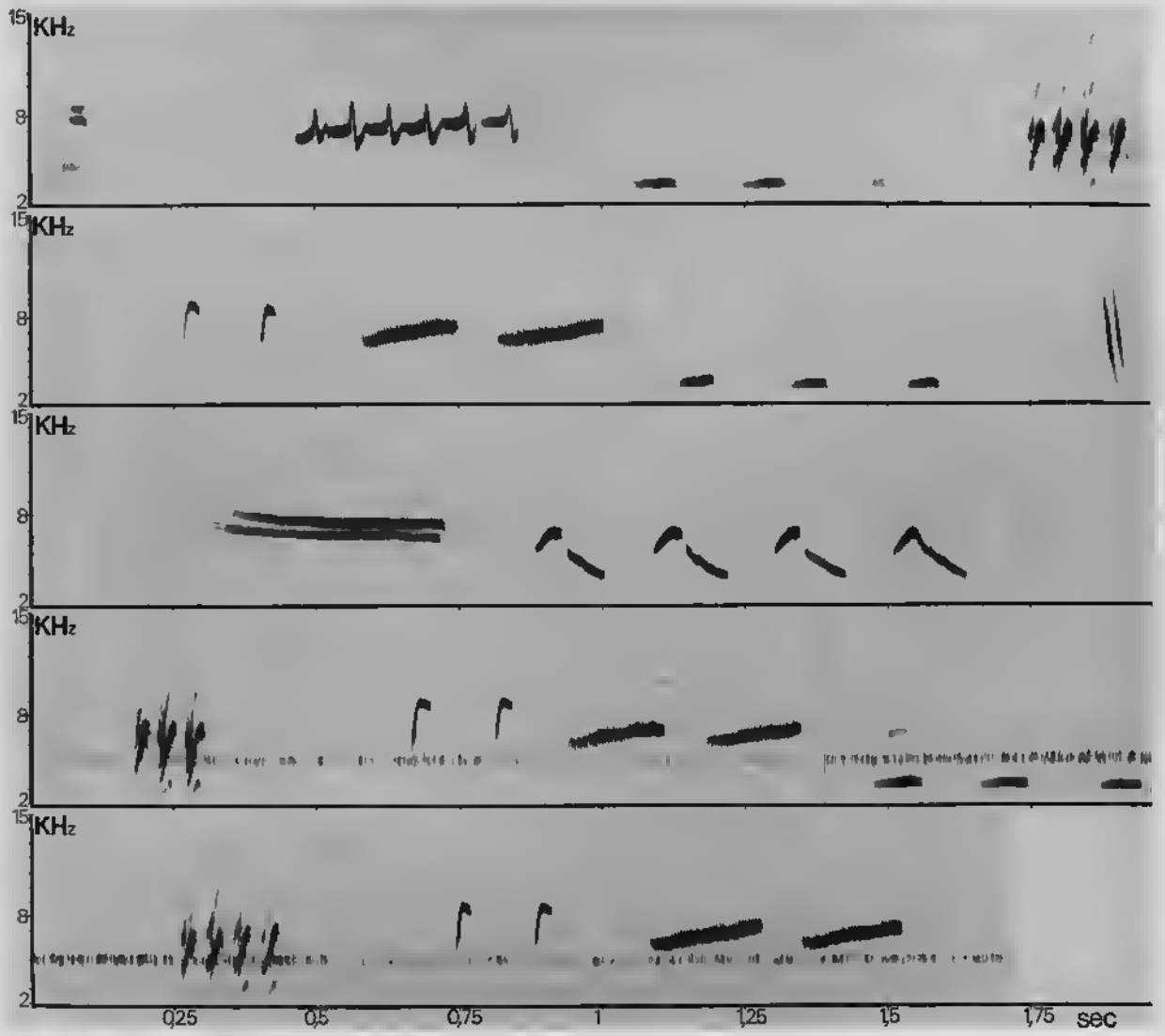


FIG. 12. — Chant de *Muscicapa cassini*.

Source : MNHN, Paris

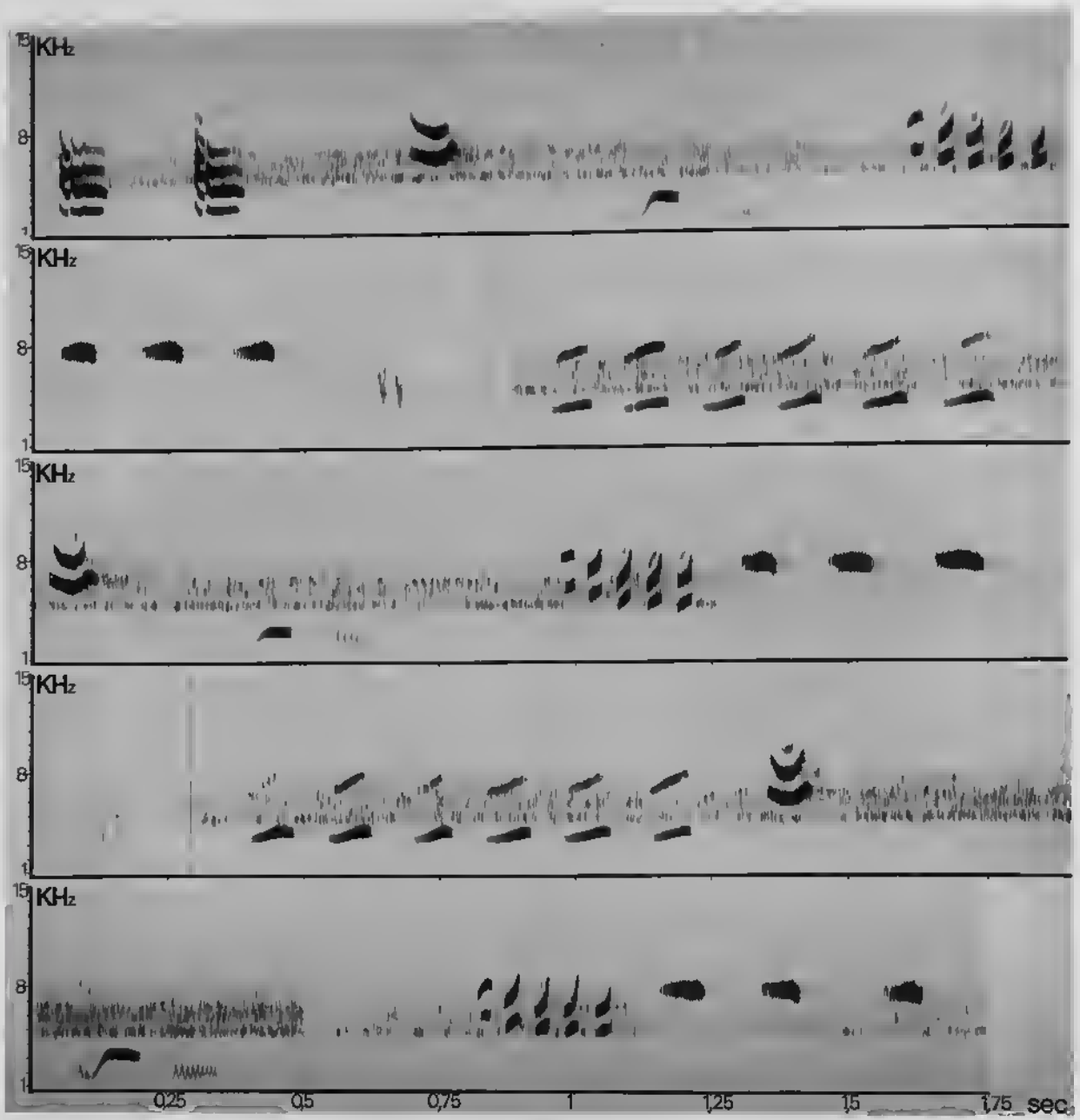


FIG. 13. — Chant de *Muscicapa cassini*.

chant, ceci dans les attitudes de la fig. 18 B1 et B2, qui sont d'ailleurs celles dans lesquelles sont émis les chants auprès du nid pendant l'incubation. Manifestement le chant, chez cette espèce, remplit à la fois une fonction de proclamation et de défense territoriale, et une autre, sexuelle, sur laquelle s'appuie le renforcement des liens entre les partenaires du couple.

Le chant est habituellement émis en séries de séquences : l'ensemble peut s'étaler sur une demi-à deux ou trois minutes. Les séquences durent de 3 à 11 secondes et sont séparées par des silences de 4 à 20 secondes, souvent même davantage. Cependant, dans les situations conflictuelles, le chant peut être émis en continu.

Nous n'avons guère enregistré de chants spontanés de proclamation ou de défense territoriale autres que les documents qui reposent sur des

Source : MNHN, Paris

chants émis par le mâle lors de sa garde des environs du nid pendant que la femelle couve et sur des réponses à la repasse de ces enregistrements, réponses très vives, accompagnées de postures de menace. Nous présentons ainsi sur les fig. 12 à 15 quelques sonogrammes des chants de combat en réponse à des repasses (fig. 12), et diverses séquences de proclamation territoriale lors de la surveillance des abords du nid (fig. 13, 14 et 15). N'ayant pas trouvé de différence dans l'utilisation des fréquences et dans le découpage temporel selon les circonstances d'émission, nous avons donc procédé à une analyse globale du chant de l'espèce. Nous devons aussi préciser que notre matériel ne concerne qu'un seul mâle, c'est-à-dire que s'il donne une idée de la variabilité individuelle, il ne renseigne aucunement sur la variance spécifique.

L'énergie acoustique est émise en moyenne pendant 39,4 % du temps que dure la séquence

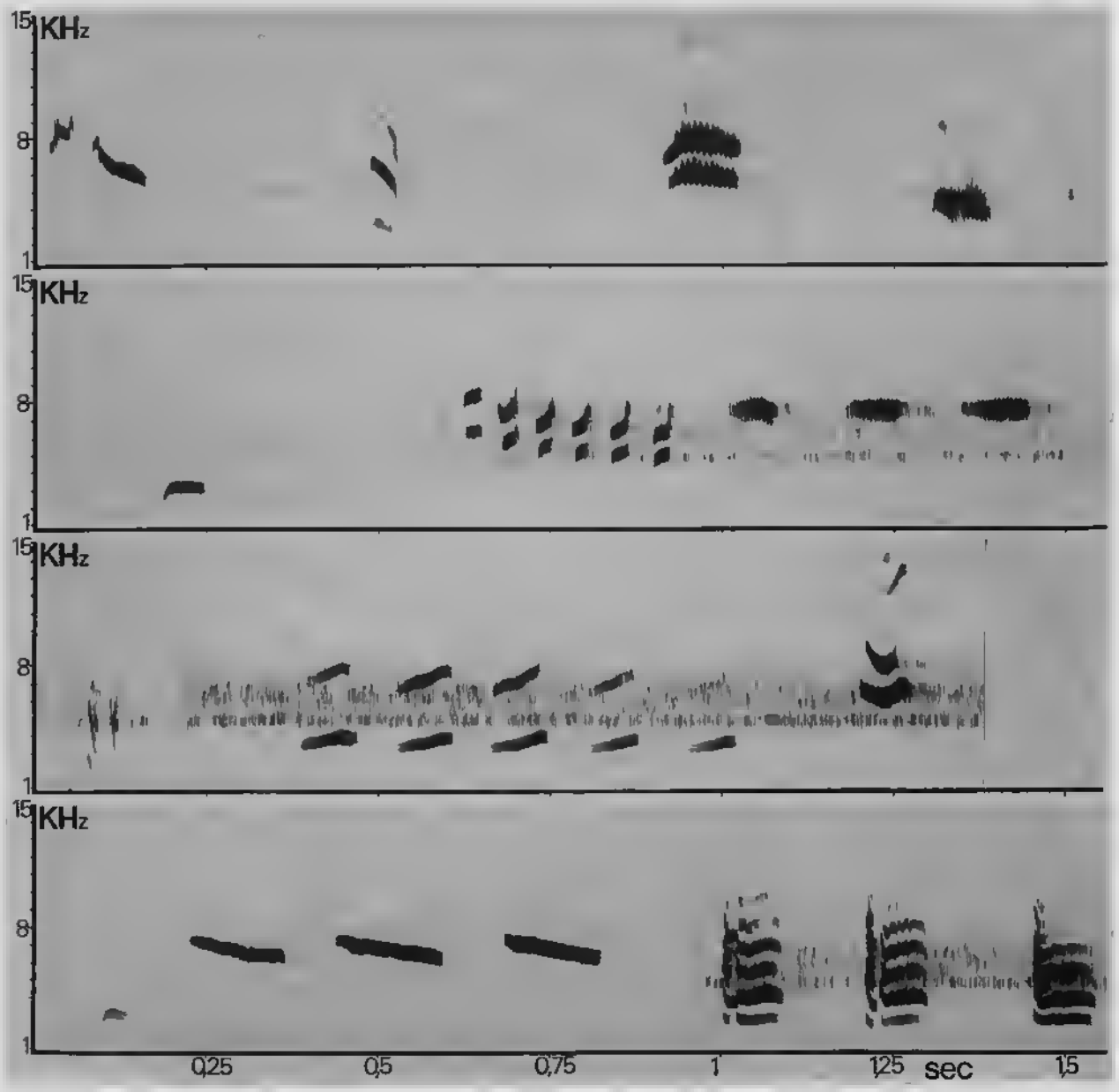


FIG. 14. — Chant de *Muscicapa cassini*.

Source : MNHN, Paris

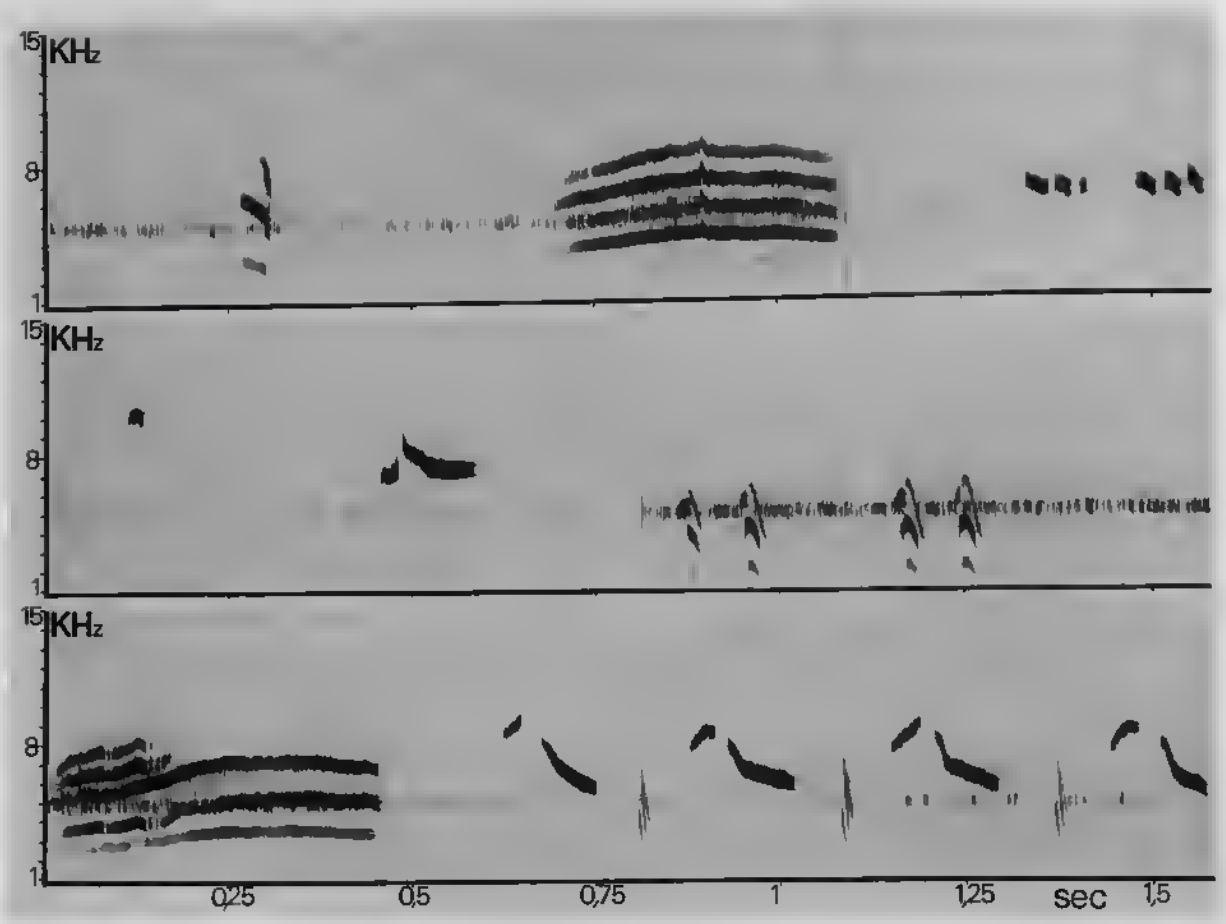


FIG. 15. — Chant de *Muscicapa cassini*.

de chant (entre 28 et 43 % pour les 6 séquences analysées).

La fig. 16 A illustre l'utilisation des diverses gammes de fréquence (214 notes analysées). L'éventail est large, de 1 à 10 KHz, mais comprend deux pics : l'un entre 3 et 4 KHz, l'autre entre 6 et 8 KHz. Dans l'ensemble, le chant montre une alternance assez régulière de notes aiguës et de notes graves, ou du moins de motifs très contrastés quant aux fréquences utilisées.

La structure des notes est très variée, souvent avec des harmoniques. La plupart montrent une modulation de fréquence simple (glissandos ascendants et descendants, notes pulsées). Les notes vibrées sont en minorité : elles sont alors courtes, à forte fréquence de modulation, ou longues, à faible fréquence de modulation. La double tonalité apparaît dans 21 % (45 sur 214) des notes analysées. Ces dernières durent en moyenne 80,8 ms ($N = 214$; $\sigma = 87{,}70$) ; la fig. 16 B montre leur répartition selon les diverses classes de longueur. Le rythme est lui-même fort variable puisque les intervalles, de l'attaque d'une note à celle de la suivante, mesurent en moyenne 206,8 ms mais avec un écart-type de 160,33 ($N = 207$) et montrent une distribution de type log-normal dans les diverses classes de longueur (fig. 16 C). Le débit moyen apparaît de 5 notes par seconde.

Nous attirerons aussi l'attention sur le fait que le chant inclut de nombreuses répétitions d'unités, d'éléments et surtout de motifs. L'oreille humaine perçoit d'ailleurs fort bien ces redites. Sur 98 motifs examinés, 56 (soit 57,1 %) seulement sont singuliers.

Source : MNHN, Paris

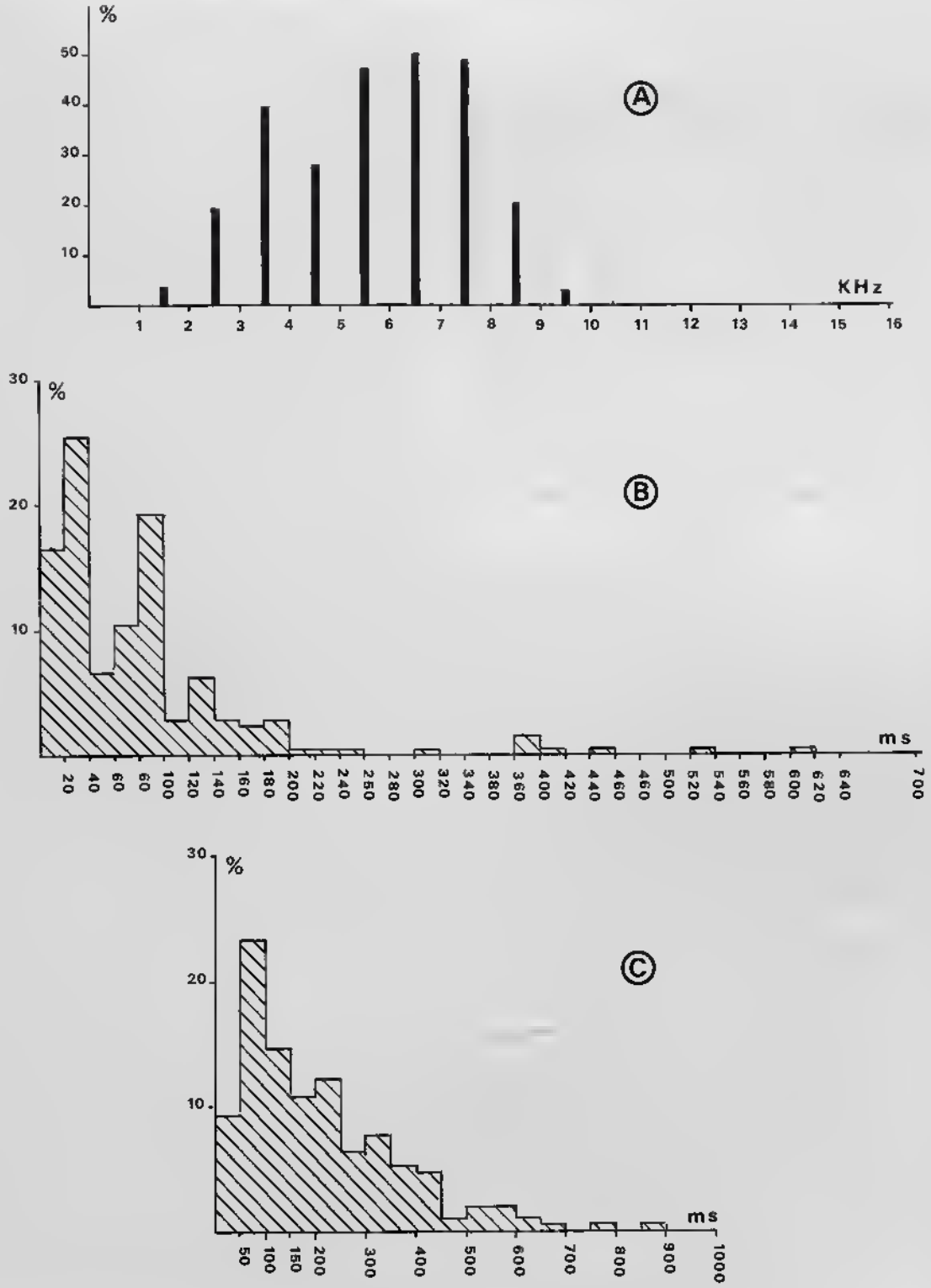


FIG. 16. — Paramètres du chant de *Muscicapa cassini*.

A : Les diverses bandes de fréquences utilisées.
B : Durée des notes.
C : Intervalle entre les notes (de l'attaque d'une note à celle de la suivante).

Source : MNHN, Paris

Nidification

Tant les données de reproduction que nous avons recueillies que celles que nous ont fort généreusement communiquées A. Brosset, A. Devez et J.-M. Lernould (en tout 31 nids), montrent clairement une période de nidification de novembre à mars, mais surtout concentrée sur les mois de la petite saison sèche (fig. 17 A), quand le niveau des cours d'eau accuse une très forte baisse. On remarquera cependant que la reproduction n'est pas directement liée à l'étiage puisque, jusqu'à présent du moins, nous n'avons encore décelé aucun indice de nidification durant la grande saison sèche. Néanmoins, la diminution du niveau des rivières intervient quand même en dégageant les sites de nidification normalement immergés lors des périodes pluvieuses.

Cette saison de reproduction que nous observons au Gabon correspond assez bien à celle dans laquelle s'inscrivent les données recueillies dans le sud et le sud-ouest du Cameroun par Bates (*in* Sharpe, 1907) et surtout par Serle (1950, 1965 & 1981). Ce gobe-mouche y niche en effet principalement durant la saison sèche, de novembre à mars, bien que quelques indications aient tout de même été obtenues en juillet et octobre, pendant les pluies. En revanche, Chapin (1953) ne pense pas que la nidification soit liée, au Zaïre, à une saison particulière, ni même dépende du niveau des cours d'eau. Il ne détaille toutefois pas le matériel sur lequel il appuie son opinion.

Nous n'avons jamais eu l'occasion d'assister à des formations de couple de sorte que l'on ignore toujours si elles s'accompagnent ou non de démonstrations posturales et vocales particulières. La posture D de la fig. 18 pourrait laisser croire à une analogie avec l'attitude de *Muscicapa striata* attribuée au mâle courtisant une femelle, dont elle rappelle la description que nous en avons donnée plus haut. Nous ne l'avons cependant observée que chez des mâles appariés, très bien cantonnés près de leur nid, ou dans le secteur où celui-ci serait établi.

La fig. 17 fournit quelques données quantitatives sur la localisation des nids. La hauteur moyenne à laquelle ils sont placés (par rapport au niveau d'eau pour tous, sauf un qui était au-dessus de la terre ferme) est de 1,6 m ($N = 20$; $\sigma = 1{,}09$; cf. fig. 17 b). Les 9/10^e sont situés dans la moitié supérieure du support, les 3/4 dans le tiers apical (fig. 17 C). On notera que sur les 31 nids observés, un seul était en terre ferme (fig. 17 D). Pour ceux édifiés au-dessus de l'eau, la distance moyenne à la berge est de 14,0 m ($N = 19$; $\sigma = 6{,}94$; fig. 17 E). Nous reviendrons plus loin, à propos de *Fraseria cinerascens*, sur la répartition des nids le long de la rive.

Les 25 sites de nid sur lesquels nous possédons des notes détaillées correspondent à ceux que l'on trouve dans la littérature (Bates *in* Sharpe, 1907 ; van Someren, 1916 ; Marchant, 1942 ; Serle, 1950 ; Chapin, 1953). La fig. 19 en illustre les principaux types.

Le plus commun est le gros chicot ou moignon de bois mort, plus ou moins recouvert de mousses et de lichens, ou de détritus divers, qui dépasse de l'eau, ou (un cas) se dresse sur la terre ferme. Nous y avons trouvé 12 nids posés au sommet, ou sur une grosse protubérance, ou dans une vieille cavité complètement éventrée (fig. 19 D, E, F ; voir aussi fig. 20). Signalons ici que, dans le site D, nous avons régulièrement observé la nidification successive d'*Hirundo nigrita* et de *Muscicapa cassini*. Le gobe-mouche utilisait alors le nid maçonné de l'hirondelle, en ajoutant des matériaux à la garniture interne de la coupe. Une variante de cette première catégorie de situations est celle de deux nids établis dans des niches relativement étroites, constituées par des anfractuosités ou éventrations de branches ou de troncs d'arbres abattus dans le lit de la rivière (fig. 19 C).

Un autre type de site, d'ailleurs presqu'aussi fréquent que le premier, mais où les nids paraissent plus exposés bien que tout autant camouflés, est constitué par les fins et denses branchages inondés qui dépassent de l'eau, ou par la partie basse des rameaux distaux des branches d'arbres retombant en arc au-dessus de l'eau et qui y trempent même quand le niveau des rivières est élevé (fig. 19 A et B ; fig. 21). Le nid est alors placé au milieu des nombreux paquets de végétaux desséchés ou à demi putréfiés qui restent accrochés lors de la décrue. Nous avons ainsi découvert 8 nids dans une telle situation.

Nous avons trouvé 2 nids sur des têtes de rochers recouvertes de hautes herbes et émergeant de l'eau (fig. 19 G et fig. 20). Ils étaient installés, l'un sur une petite touffe serrée, l'autre

Source : MNHN, Paris

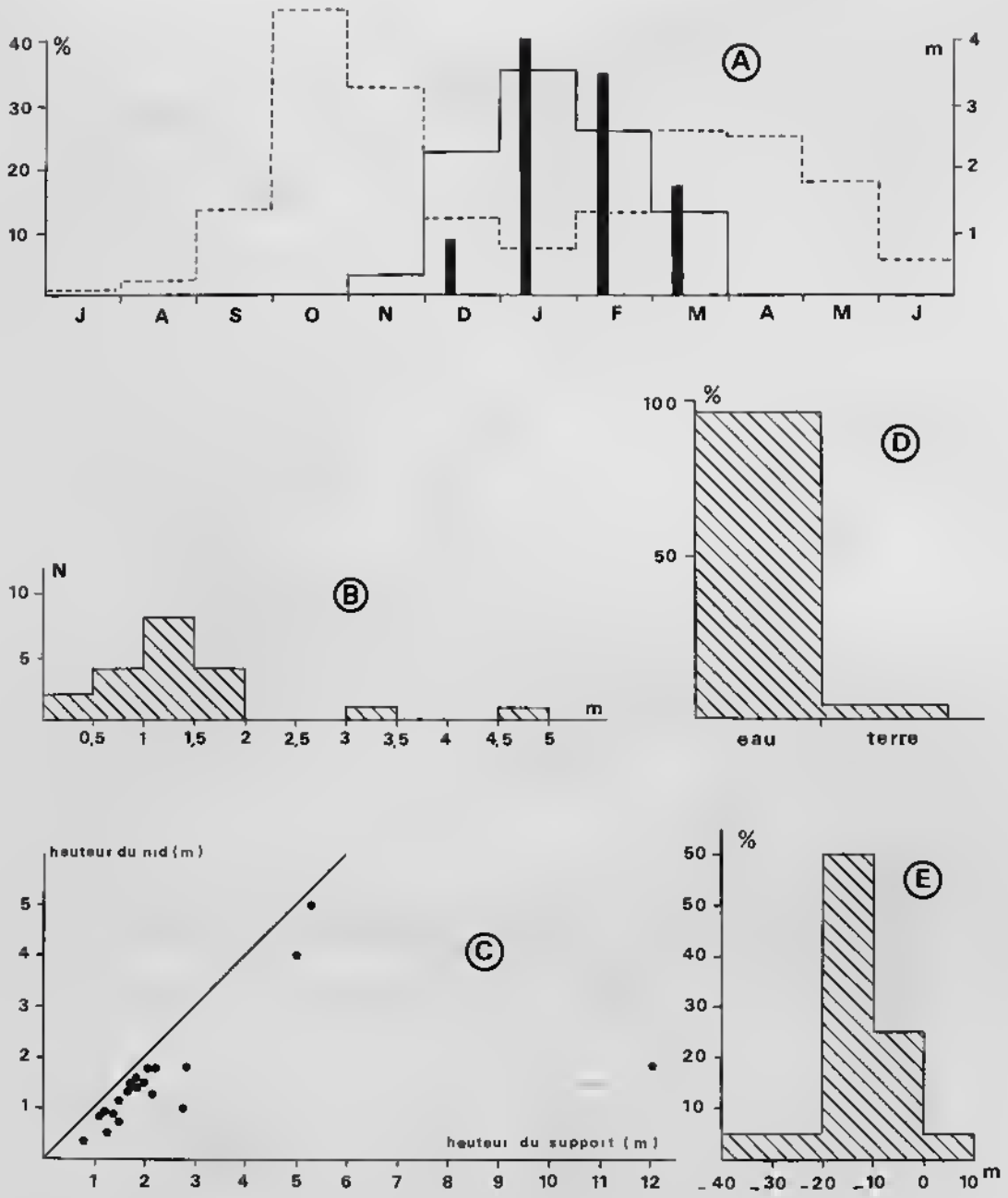


FIG. 17. — Reproduction de *Muscicapa cassini*.

A. — Répartition mensuelle des nids trouvés.
Histogramme en trait continu : en % de l'ensemble des données recueillies sur cette espèce (ordonnées de gauche).
Histogramme en bâtonnets : en % des données recueillies par l'auteur durant la période d'étude et après pondération par le temps passé sur le terrain.
Histogramme en pointillés : évolution du niveau d'eau (ordonnées de droite).
B. — Distribution des hauteurs auxquelles sont placés les nids.
C. — Relation entre la hauteur à laquelle est placé le nid et celle du support.
D. — Répartition des nids au-dessus de l'eau et de la terre ferme.
E. — Distance des nids par rapport à la rive (les valeurs négatives s'appliquent à l'eau, les positives à la terre ferme).

Source : MNHN, Paris

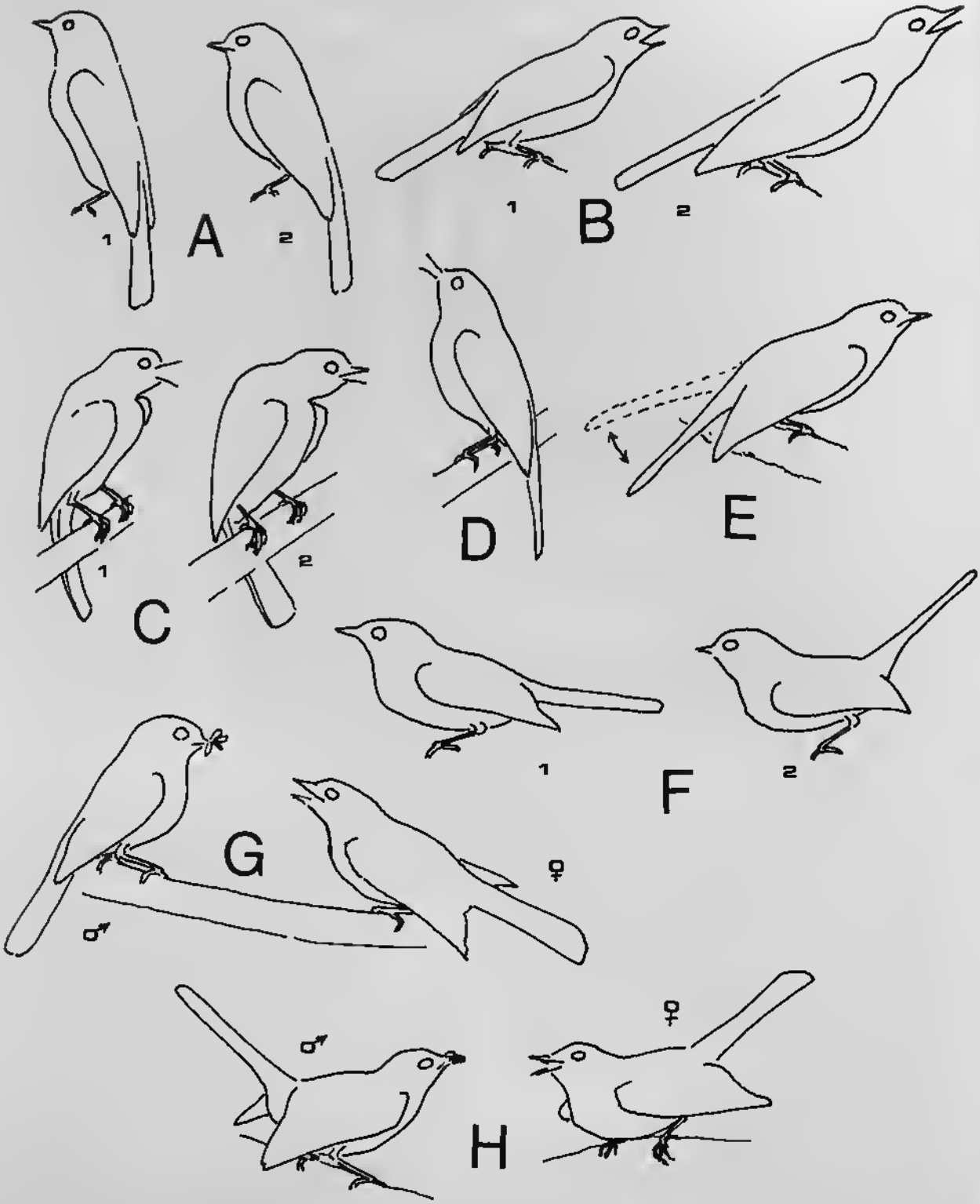


FIG. 18. — Postures de *Muscicapa cassini* dans le secteur du nid.

A : surveillance ; B : chant ; C : défense territoriale intense ; D : accueil de la femelle ; E : femelle quittant le nid ; F : femelle approchant le mâle pour une sollicitation alimentaire ; G : sollicitation alimentaire ; H : nourrissage de cour avant la copulation.

Source : MNHN, Paris

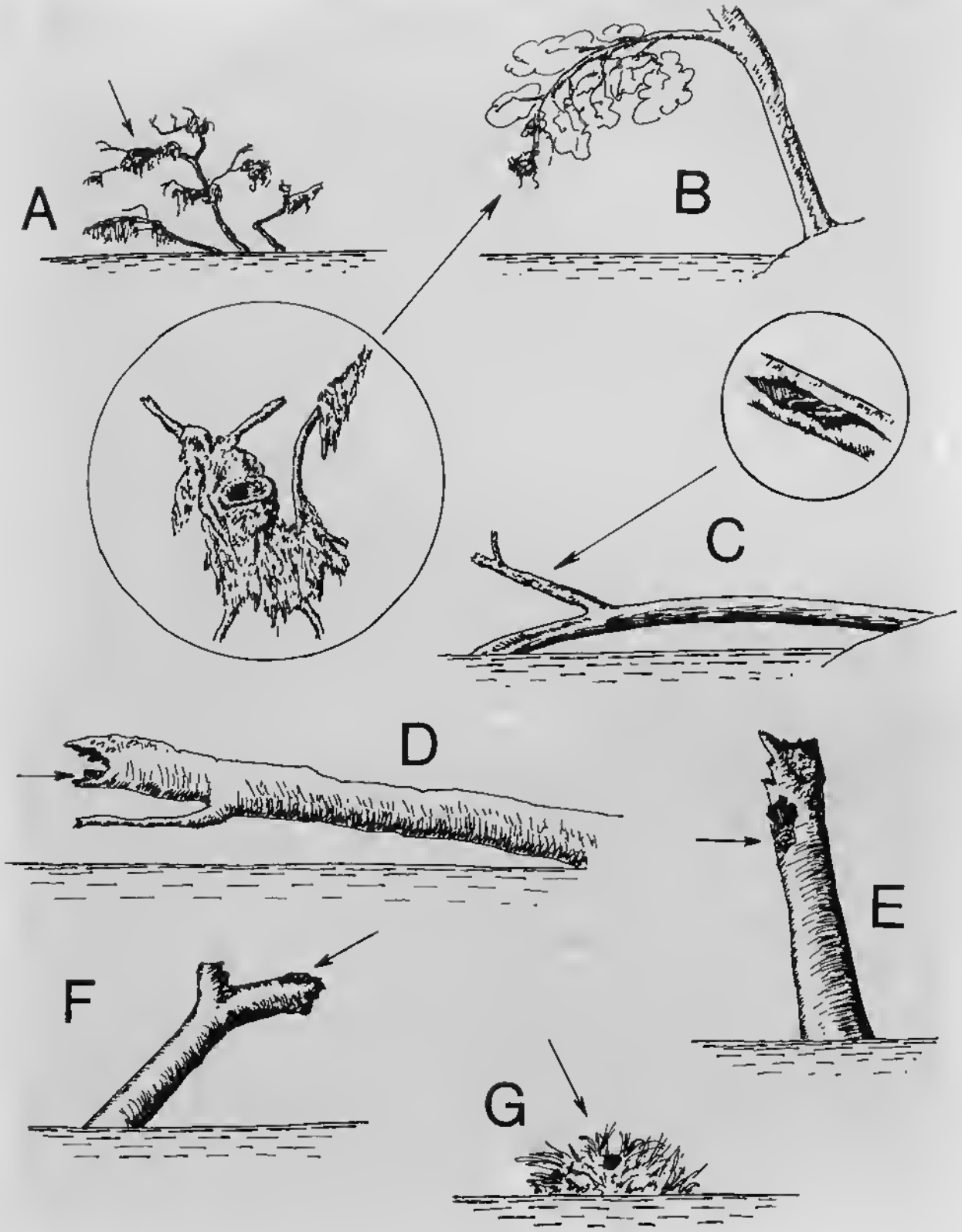


FIG. 19. — Sites de nidification de *Muscicapa cassini*.

Source : MNHN, Paris

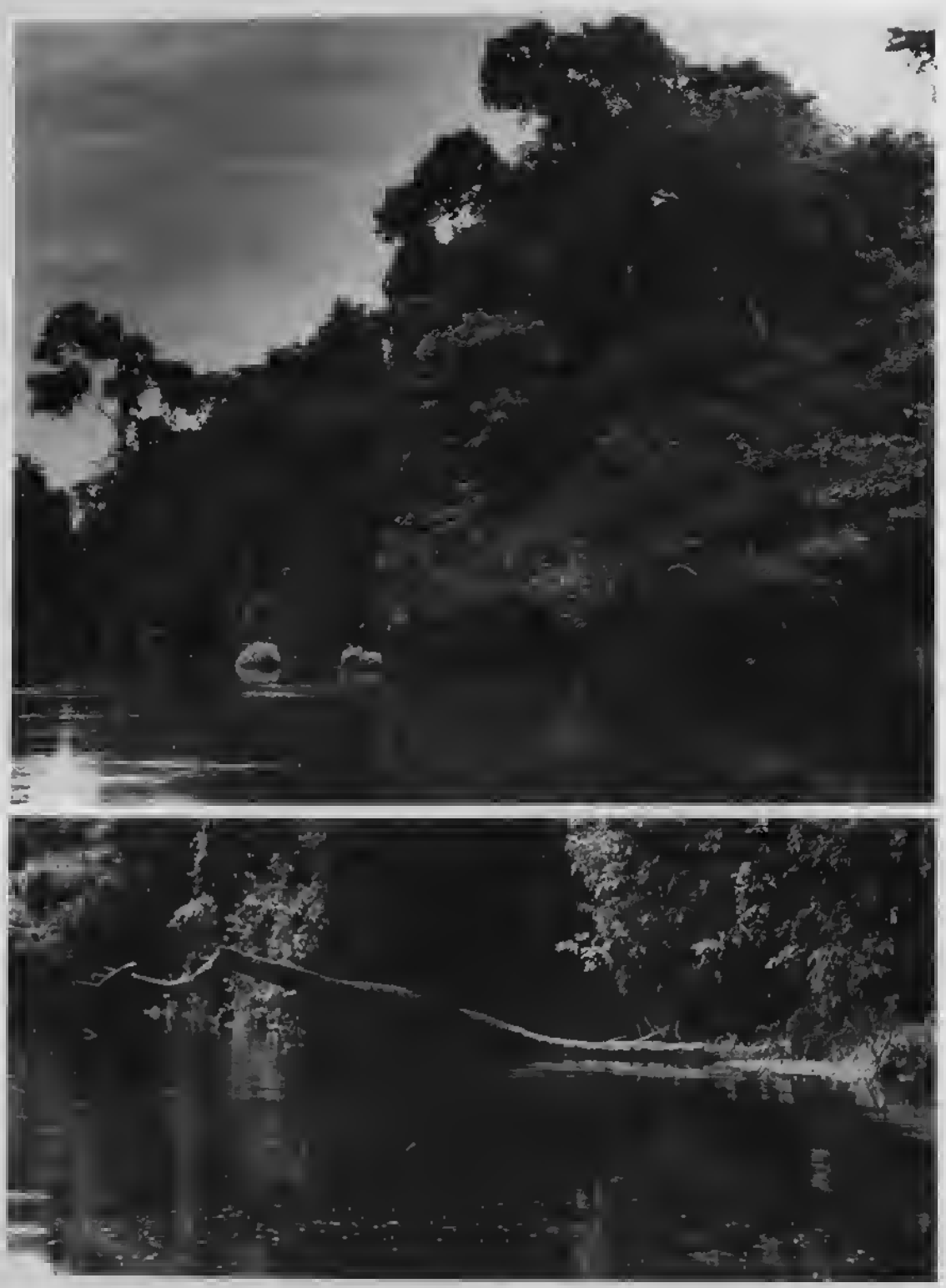


FIG. 20. — Biotopes et sites de reproduction de *Muscicapa cassini*. Photos A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.
Les oiseaux nichaient : en haut, dans les herbes de la tête du rocher de droite ; en bas, dans un nid d'*Hirundo nigrita* établi dans une large anfractuosité du coude du tronc mort de l'arbre abattu s'avançant au-dessus de l'eau.

Source : MNHN, Paris

à la surface du rocher, dans une niche constituée à la base d'un touradon et en partie masquée par la retombée des pointes des herbes.

Il a aussi été donné à A. BROSSET de trouver un nid sur le montant extérieur d'une pirogue inutilisée.

Nous n'avons pas procédé á de longues observations lors de la construction du nid, cependant toutes les données recueillies montrent clairement que cette charge incombe à la femelle ou, du moins, que celle-ci y apporte une contribution majeure. C'est elle qui recherche les matériaux, les transporte et façonne la construction. Apparemment, le mâle ne joue à cet égard qu'un rôle d'accompagnateur passif mais, en revanche, il surveille attentivement les alentours du nid et de sa partenaire. C'est également durant cette période que commencent les nourrissages de cour (*courtship feeding* des anglo-saxons).

Le nid est une construction solide : un amas serré, amalgame de fibres végétales, d'herbes sèches, de lambeaux d'écorces et, parfois, de petites brindilles, le tout lié avec de fines radicelles et des fils de toiles d'araignées, et enrobé extérieurement de mousse. L'intérieur de la coupe est surtout garni de crins, mais aussi de fibres — provenant essentiellement d'écorces dilacérées — et parfois même, de duvets végétaux. L'ensemble mesure 9 ou 10 cm de diamétre et 7 ou 8 cm de hauteur ; la coupe, nettement hémisphérique, a un diamètre moyen de 45 mm. Ce type de nid correspond tout á fait aux descriptions que l'on trouve dans la littérature (cf. notamment SERLE, 1950).

Le comportement de copulation débute par une approche du mâle par la femelle qui se tient dans l'attitude du jeune quémandant sa nourriture, mais les ailes tombent davantage et seules leurs extrémités vibrent trés irréguliérement et faiblement, et les rectrices sont relevées au-dessus de l'horizontale. Le mâle apporte alors une proie á sa partenaire dans la posture représentée sur la fig. 18 H. La copulation a lieu aussitôt. Les deux oiseaux s'ébrouent et effectuent ensuite leur toilette (avec étalement des rectrices pour la femelle) puis partent chacun de leur côté reprendre leur chasse.

Les 22 pontes que nous avons pu dénombrer se composaient chacune de 2 œufs, nombre que donnent aussi BATES (*in* SHARPE, 1907), MARCHANT (1942) et CHAPIN (1953). SERLE (1950) a collecté au Cameroun : 1 ponte de 3 œufs, 5 de

FIG. 21. — Nid exposé de *Muscicapa cassini*, contenant deux jeunes prés de l'envol.
Photos A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.

Source : MNHN, Paris

2 et 4 de 1 ; toutes sauf une ponte fraîche de 2 œufs, étaient en début d'incubation, donc complétes.

L'œuf, variable en forme et en dessin, présente une dimension moyenne de 18-19 × 13-14 mm. La couleur de fond, lustrée, apparaît d'un vert clair, finement et densément tacheté de brun rougeâtre á brun roux pâle, souvent en calotte au gros pôle.

SERLE (1950) écrit que mâle et femelle couvent. Or, toutes nos observations montrent á l'évidence que seule la femelle assure l'incubation. Deux séances prolongées de surveillance d'un nid différent á chaque fois, l'une entre 9 h 25 et 12 h 40, l'autre de 12 h 15 à 16 h 30 (fig. 22 A et B) indiquent que la femelle est présente sur le nid pendant 80 % du temps. Pour la première séquence, nous obtenons un taux de présence de 81 % ; les absences durent de 3 à 8 mn ($N = 8$; $\bar{x} = 5{,}3$ mn ; $\sigma = 1{,}80$) et les phases d'incubation de 7 à 51 mn ($N = 8$; $\bar{x} = 19{,}7$ mn ; $\sigma = 15{,}36$). Pour la seconde observation, le taux de couvaison est de 78,8 % ; les absences varíent de 1 á 12 mn ($N = 17$; $\bar{x} = 3{,}2$ mn ; $\sigma = 2{,}60$) et les présences de 1 à 13 mn, sauf une de 43 mn et une autre de 68 mn ($N = 18$; $\bar{x} = 11{,}2$ mn ; $\sigma = 17{,}03$). Cette seconde séquence peut être séparée en une période de 12 h 15 á 14 h 30 oú la femelle a couvé pendant 94,1 % du temps et une autre de 14 h 30 à 16 h 30 durant laquelle le taux d'incubation n'a été que de 61,7 %.

Deux nids entiérement suivis nous ont fourní une durée d'incubation de 14 jours pour l'un, de 15 pour l'autre. Nous préciserons aussi qu'une ponte a été pillée avant l'éclosion, au 14^{e} jour de la couvaison, laquelle débute toujours au dépôt du second œuf.

Pendant cette période, le mâle surveille les alentours du nid (fig. 18 A1 et 2). Nous signalerons ici avoir souvent observé les mâles de cette espéce se montrant indifférents vis-à-vis des *Hirundo nigrita* qui venaient se poser á proximité, et aussi, une fois, vis-à-vis d'un mâle *Chrysococcyx caprius* qui récoltait des chenilles dans les retombées des branches d'un arbre, au-dessus du nid. De temps en temps, surtout

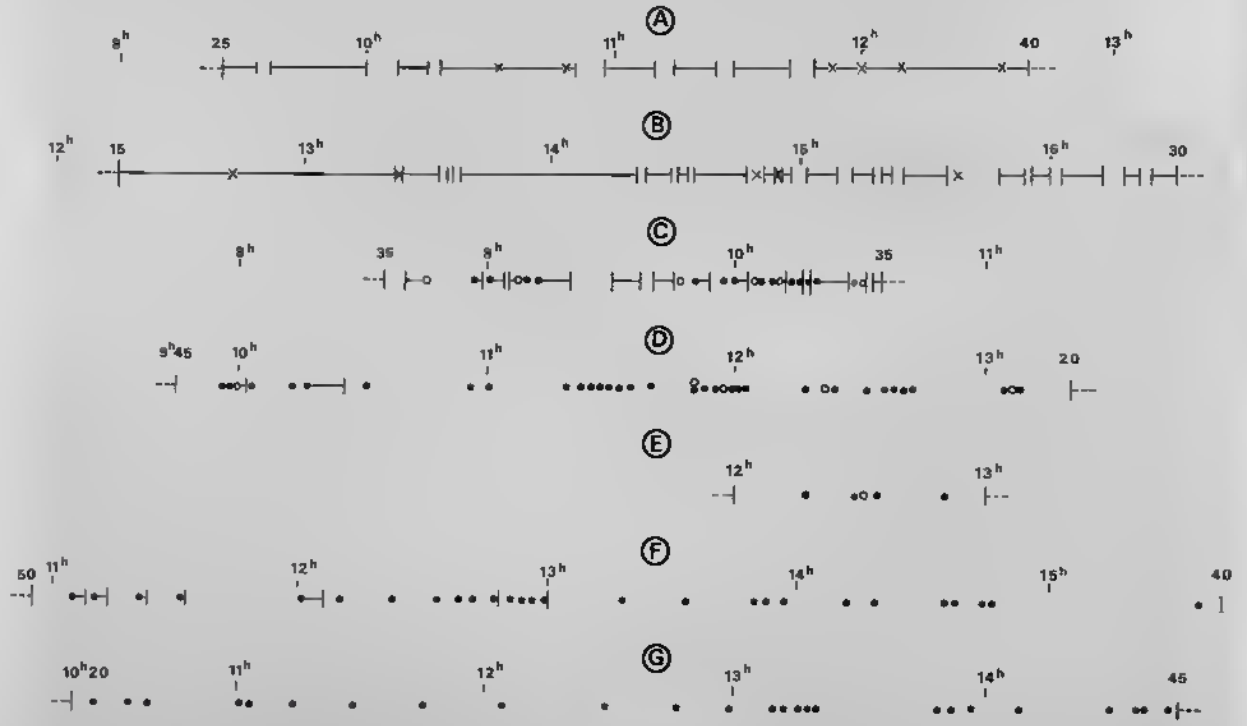


FIG. 22. — Rôle des partenaires du couple durant l'incubation et l'élevage des jeunes au nid chez *Muscicapa cassini*.

A et B : séquences d'incubation (par la femelle) : les temps de présence sont indiqués en trait continu ; les croix signalent les apports alimentaires du mâle à la femelle.

C-G : rythme du nourrissage des jeunes au nid. C-E concernent le même nid que A, avec 2 oisillons âgés de 2 jours (C), 7 jours (D) et 9 jours (E). Les apports du mâle sont figurés par des cercles évidés, ceux de la femelle par des cercles pleins. F et G se rapportent à la même couvée (différente de la précédente), âgée de 7 et 8 jours. Chaque point désigne une becquée : la part de chacun des adultes n'a pas été reconnue.

Source : MNHN, Paris

durant les heures de ralentissement de l'activité, le mâle se rapproche de la femelle et chante, se plaçant de trois quarts face ou franchement de profil par rapport à elle (fig. 18 B1 et 2). C'est en diffusant près du nid des enregistrements des chants et des cris que nous avons obtenu les plus intenses postures agressives (fig. 18 C1 et 2), faisant ainsi venir l'oiseau à 1,5-2 m de nous, sans nous dissimuler. De cette façon, nous avons aussi provoqué simultanément, dans notre direction, l'émission véhémente du chant, et un vol papillonnant et légèrement onduleux : ailes vibrant rapidement, maintenues constamment en dessous de l'horizontale, les rectrices étant largement étalées. Quand la femelle quitte le nid soit pour aller demander une proie à son conjoint, soit pour chasser par elle-même, elle se rapproche du mâle lequel, ainsi que nous l'avons observé en plusieurs occasions, l'accueille en chantant, dans l'attitude de la fig. 18 D. Dès qu'elle se pose, la femelle prend la posture E, en relevant et abaissant lentement les rectrices fermées, puis elle chasse ou quémande, en alternant les postures F1 et F2, dans la direction du mâle. La sollicitation alimentaire s'intensifie quand le mâle a capturé une grosse proie : la femelle se rapproche alors de lui en adoptant un comportement de jeune (fig. 18 G) tout en émettant les cris rythmiques décrits plus haut (fig. 11). Le nourrissage de la femelle par le mâle peut toutefois s'effectuer sans que celui-ci ait apparemment émis le moindre signal visuel ou acoustique : le mâle nourrit sa partenaire dans le nid, en volant rapidement devant elle. Les diagrammes A et B de la fig. 22 montrent que le mâle fournit irrégulièrement des petites et surtout des grosses proies à sa conjointe, ceci donnerait à ce nourrissage une valeur alimentaire certaine, non pas celle d'un simple rituel de renforcement des liens entre les membres du couple. Les quelques données recueillies lors de l'affût schématisé sur la fig. 22 B, nous permettent d'illustrer le fait. De 12 h 15 à 15 h 19, nous avons pu observer en continu le mâle et la femelle : durant cet intervalle de temps, le mâle a capturé 18 proies dont 4 (22,2 %) pour sa partenaire laquelle, si l'on tient compte des 7 actions de chasse qu'elle a réussies, a donc reçu de son conjoint 36,4 % de sa nourriture, exprimée en nombre d'insectes. En fait, cette proportion diminue si l'on considère toute la période d'observation de 12 h 15 à 16 h 30 durant laquelle nous avons pu constamment surveiller la femelle mais hélas pas le mâle, depuis notre abri flottant. La femelle n'a ainsi reçu que 5 proies (17,9 %) sur les 28 qu'elle a ingérées. Il est également à souligner que ces 5 proies consistaient en 4 Rhopalocères et 1 Odonate de 20 à 60 mm de longueur alors que les 23 autres étaient des Diptères de 8 à 15 mm. Ces indices suggèrent donc que l'apport alimentaire du mâle à sa femelle ne serait pas négligeable entre la construction du nid et l'éclosion de la ponte.

Nous mentionnerons aussi, dans les rapports entre les partenaires du couple durant l'incubation, le fait que nous avons très souvent observé la femelle allant rejoindre le mâle qui chassait activement et ce dernier lui cédait la place, mais revenait quand elle avait regagné le nid. Tout se passait comme si le mâle localisait le meilleur endroit de chasse le plus proche du nid et le tenait à la disposition de la femelle.

L'élevage des jeunes au nid dure de 11 à 13 jours (3 observations). Les deux adultes participent activement au nourrissage de la nichée (fig. 22 C-G). La part du mâle semblerait plus réduite que celle de la femelle ; toutefois, les observations effectuées sur les zones où viennent chasser les oiseaux, montrent que souvent le mâle donne ses proies à la femelle qui va les porter aux jeunes, d'où cette prépondérance des apports alimentaires de la femelle dans les décomptes au nid.

La femelle tient le nid pendant les 3-4 premiers jours qui suivent la naissance des oisillons et, progressivement, réduit le nombre et la durée des séjours au nid, pour ne pratiquement plus couvrir la nichée après le 7e jour, sauf s'il pleut très fort.

Les cadences de nourrissage varient d'un couple à l'autre (fig. 22 D, F et G) et selon les types de proies fournies : les apports sont plus espacés quand les proies sont plus volumineuses (fig. 23). Nous avons déjà précisé (ERARD, 1987) que la taille des arthropodes fournis aux jeunes augmentait avec l'âge de ces derniers. En comparant les graphiques C et D de la fig. 22, on constate que le rythme des nourrissages est le même quand les oisillons ont 2 jours que lorsqu'ils en ont 7 : chacun reçoit 5 becquées par heure. Cependant, les graphiques E, F et G, établis sur des nichées de 7 à 9 jours, recevant de grosses proies, donnent des cadences de 3 apports de nourriture par oisillon et par heure.

Source : MNHN, Paris

FIG. 23. — Nid de *Muscicapa cassini*. Photos A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.
Noter la taille des proies apportées à des jeunes pourtant encore petits.

Nous n'avons pas de données précises sur l'âge auquel les jeunes acquièrent leur indépendance. Nous possédons toutefois des observations d'adultes nourrissant encore leur progéniture entre 25 et 30 jours après l'envol. Nous préciserons ici n'avoir pas observé les adultes prenant chacun à charge un jeune particulier et ce de manière durable, contrairement à ce que laissent à penser les quelques observations de HOI (1987), malheureusement présentées de manière trop synthétique et pas assez circonstanciées.

Source : MNHN, Paris

Mue

Environ un mois et demi á deux mois aprés leur départ du nid, les jeunes commencent une mue qui va les rendre semblables aux adultes, á l'exception des taches créme aux grandes couvertures alaires. Les adultes, eux, muent essentiellement d'avril á juin ; sur le terrain, on observe alors bien les vides laissés sur les ailes par les rémiges manquantes. Nous avons, cependant, recueilli une donnée d'individu en mue compléte un 6 novembre. Nous avons aussi examiné des spécimens du Sud-Cameroun en mue les 17 avril, 15 et 24 août, et 26 novembre. C'est-à-dire que la mue s'effectue en dehors de la période de reproduction, mais durant la saison des pluies, quand les insectes sont abondants.

Production et mortalité

Sur 17 nids ayant reçu des œufs, 7 (41,2 %) sont arrivés au stade de l'éclosion et aussi, avec un taux de réussite de 100 %, ont donné des jeunes á l'envol, d'où un taux global de succés de 41,2 % et un échec de 58,8 %.

Si nous calculons á partir du nombre d'œufs pondus qui ont été dénombrés et suivis, nous obtenons un taux de réussite de l'incubation de 36,7 % (11 œufs éclos sur 30 pondus), 100 % pour l'élevage au nid, et une valeur globale de 36,7 % pour un échec de 63,3 %.

Nous pouvons donc admettre que, chez cette espèce, seuls 4 nids sur 10 ayant reçu des œufs, donnent des jeunes á l'envol, avec une production moyenne de 0,7 jeune par nid.

Faute d'avoir séjourné sur place pendant toute la durée d'un cycle annuel, nous ignorons combien de jeunes sont produits par couple et par an.

Nous n'avons observé qu'une fois un couple, ayant eu deux jeunes á l'envol le 15 janvier 1975, mais qui semblent avoir rapidement disparu avant émancipation, entreprenant la construction d'un second nid le 20 février, à *ca* 100 m du premier. La deuxiéme ponte fut néanmoins pillée avant l'éclosion.

Nous signalerons aussi avoir mis en évidence 3 cas de pontes de remplacement, intervenues 18 á 27 jours après la destruction de la premiére.

Nous ne possédons aucune donnée sur les taux de mortalité des individus volants. Nous ne pouvons que faire état de la présence, en février 1975, d'un individu bagué adulte, au même endroit, en juin 1972 (mâle sur le territoire n° 5 de la fig. 55 *in* Erard, 1987).

Les deux seuls prédateurs observés pillant des nids (une fois chacun) installés dans des touffes d'herbes, sur les rochers, furent le Varan du Nil *Varanus niloticus* et le Naja aquatique *Boulengerina annulata*. Par ailleurs, A. Brosset (comm. pers.) a levé un Petit Serpentaire *Polyboroides typus* tout prés d'un nid venant d'être détruit : la prédation par cet oiseau, bien que fort suspectée, n'a cependant pas été prouvée. Précisons que ce saurien, cet ophidien et ce rapace sont les trois prédateurs de nids d'oiseaux les mieux représentés au bord de l'eau.

MUSCICAPA SETHSMITHI

Les données biologiques sur cette espèce, trés rares dans la littérature, ne portent que sur de bréves descriptions des nids et de la ponte, et s'accompagnent d'informations fragmentaires sur l'époque de la reproduction.

Unité sociale

Ce gobe-mouche vit en couple, selon un systéme d'appariement monogame. Nous verrons plus loin que les liens entre les partenaires sont très serrés et ce durant toute l'année. Manifestement, les couples se forment de manière définitive. Nous avons ainsi constaté la permanence durant 5 ans des membres d'un couple bagué sur notre zone d'étude.

Territorialité

Si le territoire d'un couple couvre une superficie de 7 à 8 ha, ainsi que nous l'avons souligné ailleurs (cf. fig. 56 et 57 *in* Erard, 1987) et

Source : MNHN, Paris

comme l'a également remarqué SERLE (1954), les oiseaux demeurent souvent cantonnés sur de trés petites surfaces de quelques ares á un peu moins d'un hectare, et cela tant durant la période de nidification qu'en dehors de celle-ci. Ces cantonnements, extrêmement localisés, peuvent subsister de quelques heures á plusieurs jours, voire même durant tout le déroulement de la reproduction (de la construction du nid à l'envol des jeunes). Cependant, au moins les mâles, sinon les deux partenaires des couples, se livrent régulièrement á des déplacements sur l'ensemble de leur territoire. Au cours de ceux-ci sont émis les chants de proclamation territoriale (voir plus loin fig. 27 A et B), que l'on entend toutefois aussi de la part d'oiseaux restant sur place.

Les partenaires du couple demeurent constamment en contact, surtout á vue, mais aussi au cri. Bien qu'aigus, les sons que ce gobe-mouche émet trés fréquemment tout au long du jour, portent loin ; une oreille exercée les perçoit á 150 m sans problème, relativement bien jusqu'á 200 m, occasionnellement jusqu'á 250 m ; au-delá, il faut une forêt bien claire. Ainsi, sans avoir á couvrir l'intégralité de la surface de son domaine, un couple peut signaler sa présence et, de fait, il la proclame quasi continuellement à tout intrus qui s'approcherait des limites de son territoire, dont la défense est assurée durant toute l'année. À propos de l'émission de ces sons territoriaux, ou même de contact, il est intéressant de souligner le signal visuel que constituent l'ouverture en grand et la fermeture rapide du bec dont l'intérieur est d'un jaune particuliérement vif.

Les conflits entre congénéres sont plutôt rares (11 cas). Généralement, l'intrus fuit rapidement dans le sous-bois, ou dans la voûte de la forêt, et regagne les limites territoriales qu'il a franchies, poursuivi par le propriétaire des lieux qui, posé, adopte des postures analogues à celles que nous avons décrites pour *M. cassini* (fig. 8 D à F). Il est d'ailleurs remarquable combien le registre postural de *M. sethsmithi*, dans les situations agonistiques, ressemble á celui de *cassini*. On retrouve ainsi, dans les conflits à courte distance, une approche de l'adversaire dans la posture E de la fig. 8, l'oiseau émettant des notes du type de celles illustrées par la fig. 27 (A, B), mais sur un rythme plus précipité que lors de la proclamation territoriale simple. Ce faisant, il pivote rapidement de droite et de gauche, ouvrant et refermant trés vite les ailes, et dégageant les « poignets ». Si l'intrus se rapproche encore plus, le tenant du territoire adopte alors les postures C1 et C2 de la fig. 18, parfois même accompagnées de larges déploiements des ailes, face inférieure tournée vers l'avant. Nous avons aussi observé en une occasion, le propriétaire du territoire venant à 1 m de son adversaire, dans une attitude fort réminiscente de B de la fig. 8. Toutefois, l'arrière du corps apparaissait plus relevé, les rectrices fermées, le bec largement ouvert et dirigé vers l'opposant. En outre, les mouvements d'ouverture et de fermeture des ailes étaient plus rapides et plus amples. Ce comportement gestuel était accompagné d'un chant de combat du type de celui illustré sur la fig. 27 (D).

Dans quasi tous les cas de défense territoriale que nous avons observés, seul le mâle jouait un rôle actif. Toutefois, des diffusions d'enregistrements du chant de proclamation territoriale ont provoqué non seulement des réactions trés vives du mâle, mais également une grande agitation de la femelle (vols désordonnés ; attitudes d'intimidation : corps tenu plus redressé que la normale, plumage gonflé, bec ouvert et dans la direction du diffuseur de son ; virevoltes sur le perchoir dans la position A de la fig. 8). En une occasion, 2 couples se sont trouvés en présence l'un de l'autre. Les mâles se sont trés vivement querellés, le propriétaire du territoire se livrant aux comportements décrits ci-dessus tandis que sa femelle harcelait celle du couple intrus (essentiellement postures E et F de la fig. 8, accompagnées de rapides mouvements d'ouverture et de fermeture des ailes). Aprés la querelle, le mâle du territoire chanta avec véhémence (chants de proclamation territoriale sur un rythme accéléré) puis vint retrouver sa femelle. Il se rapprocha d'elle dans la posture H (mâle) de la fig. 18, mais en relevant davantage la tête, mettant ainsi en évidence le jaune du bec, gonflant la gorge blanche, s'abaissant sur ses tarses fléchis, faisant vibrer ses ailes pendantes, et hérissant les sous-caudales (attitude rappelant beaucoup la posture de cour du Rouge-gorge européen *Erithacus rubecula*). Il se rapprocha ainsi de sa partenaire et, tout en chantant (chant de cour continu), de la pointe de son bec, il lui toucha les commissures buccales.

Nous pourrions aussi répéter ici ce que nous avons écrit à propos de *cassini* quant aux comportements d'alerte et d'alarme, tant ils sont trés proches, sinon identiques.

Source : MNHN, Paris

Vocalisations

Rien de bien précis n'a été écrit sur les cris et les chants de cette espèce. Sans doute parce que, pour une oreille humaine non avertie, la gamme des fréquences utilisées les rend très anodins, peu localisables et difficiles à distinguer dans l'ambiance forestière. Nous présentons ici les documents que nous avons recueillis, complétés par quelques enregistrements effectués sur notre zone d'étude et aimablement mis à notre disposition par Claude Chappuis.

Cris des jeunes

Sur la fig. 24, nous présentons des sonogrammes des cris émis par les jeunes ayant quitté le nid depuis moins d'une semaine (A-C), ou qui

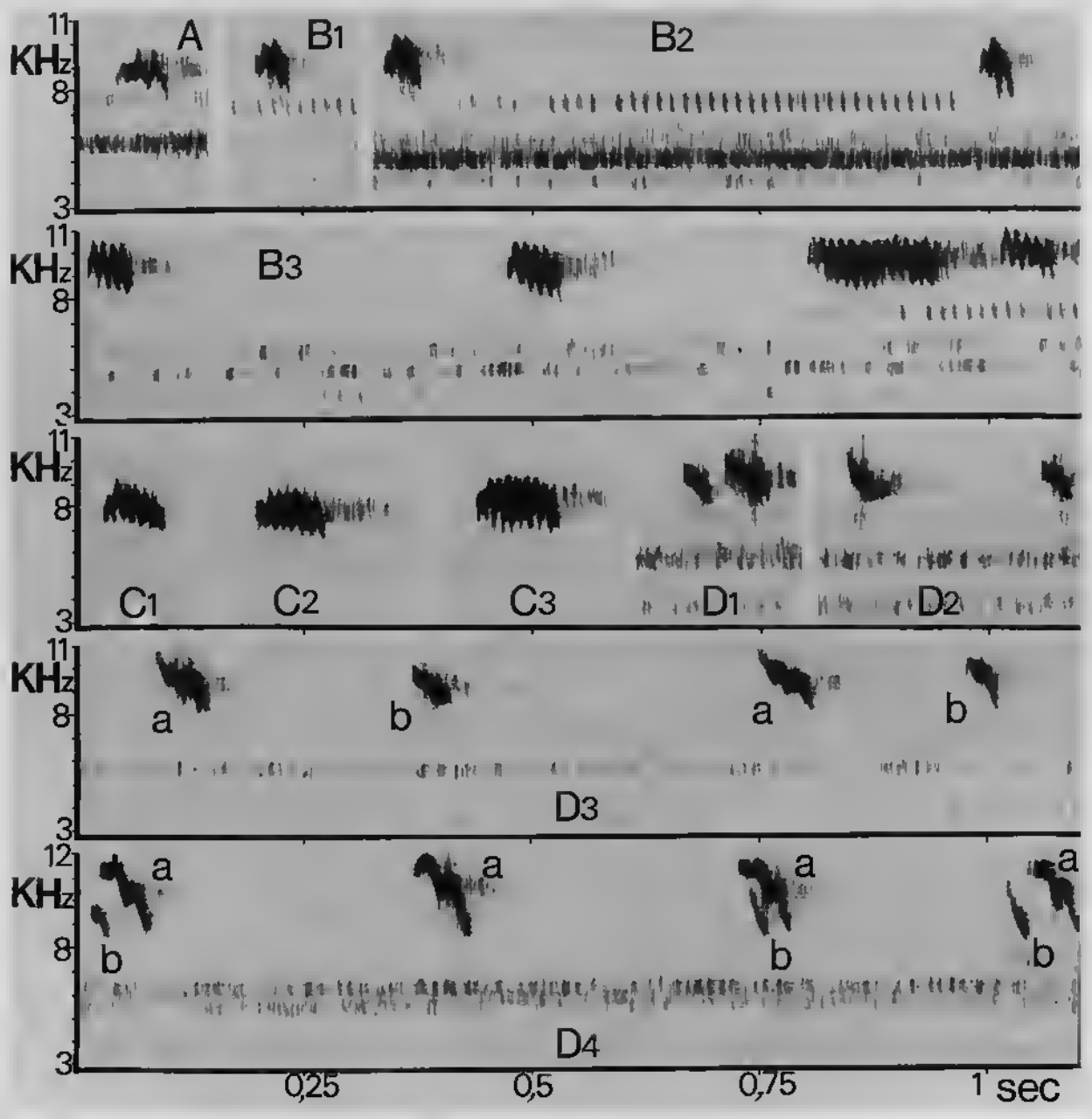


Fig. 24. — Cris de jeune *Muscicapa sethsmithi*.
A-C. — Trois jeunes différents ayant quitté le nid depuis moins d'une semaine.
D. — Deux jeunes (a et b) au nid, très emplumés.

Source : MNHN, Paris

y sont encore, mais très emplumés (D). Ces cris sont en rapport direct avec l'appétit des oisillons. Dans le cas d'individus hors du nid, ils sont émis quand la faim se fait sentir, et leur fréquence (nombre de cris par unité de temps) augmente à mesure que le besoin de nourriture s'intensifie. Il s'agit de notes unitaires brèves, de 50 à 90 ms, irrégulièrement modulées en fréquence entre 7 000 et 9 500 Hz. À l'approche de l'adulte porteur de nourriture, la cadence d'émission et la longueur des notes augmentent (cf. B3). Au nid, les jeunes émettent des cris unitaires isolés très brefs (D1 et D2, 2 individus crient ensemble) qui, néanmoins, prennent une certaine rythmicité, à mesure que le manque de nourriture s'accentue. Ces cris varient en durée entre 30 et 50 ms et, en fréquence, entre 8 et 10 KHz ; leur modulation est très simple. Peut-être véhiculent-ils deux sortes d'informations : un besoin de contact physique jeune — parent et une demande alimentaire ? On remarquera d'ailleurs la transformation de ces signaux acoustiques qui intervient lorsque les adultes chassent dans le secteur du nid et sont alors visibles des jeunes (D3). Les notes s'allongent, la modulation de fréquence s'intensifie et se complique, tandis que le rythme d'émission est précipité ; les modifications sont encore plus prononcées quand les adultes viennent tout près du nid (D4).

Nous attirerons l'attention sur l'éventualité d'une reconnaissance individuelle des jeunes basée sur des particularités acoustiques. C'est ce que suggère le matériel recueilli sur des individus différents, d'une part trois hors du nid (sonogrammes A, B et C) et, d'autre part deux au nid (a et b de D). Cette reconnaissance s'appuierait sans doute davantage sur la forme du signal (en l'occurrence les caractéristiques de modulation de la fréquence) que sur la fréquence proprement dite, ou sur la durée unitaire.

Cris d'alerte et d'alarme

a) *Cris émis en présence d'un rapace en mouvement* (fig. 25 A)

Ces vocalisations ont été notées de la part d'un couple, non loin de son nid, à l'égard d'un *Accipiter toussenelli* immature qui chassait des micromammifères (en l'occurrence des musaraignes) dans le sous-bois. Elles furent émises par les deux partenaires du couple à l'arrivée du rapace, puis surtout par le mâle quand l'épervier passait d'un perchoir à un autre ou piquait vers le sol pour attaquer ses proies. Ce sont les notes classiquement émises dans ce genre de situation par bien d'autres passereaux (MARLER, 1957 ; NOTTEBOHM, 1975) : notes longues (ici 456 ms pour la femelle (A1), 370 pour le mâle (A2)), très aiguës, légèrement descendantes (de 8 500 à 7 600 Hz pour le mâle, de 8 400 à 7 000 pour la femelle). On notera l'attaque diffuse qui, du moins pour une oreille humaine, les rend très difficilement localisables. À l'arrivée du rapace, le mâle émit ces cris sur un rythme assez régulier, d'environ 1 par seconde.

TABLEAU 4. — Caractéristiques des notes vibrées des motifs d'alarme chez *Muscicapa sethsmithi.*

	N	Durée	Fréquence portante		Fréquence de modulation	Amplitude de modulation
			max.	min.		
A	10	40,2 (4,02)	7514,6 (608,06)	5425,9 (473,56)	144,5 (18,16)	2179,8 (272,67)
B	8	38,9 (2,28)	6856,7 (438,71)	4409,2 (645,28)	124,1 (7,29)	2298,7 (357,02)
C	18	34,1 (4,10)	7371,9 (182,38)	4882,9 (160,78)	140	1740
Σ	40	36,1 (5,01)	7233,2 (475,86)	4845,0 (584,55)	136,7* (13,82)	2232,7** (309,10)

Note : A, B et C désignent des individus différents, Σ le mélange des notes de 4 individus. N indique le nombre de notes mesurées. Dans chaque case sont donnés la moyenne et, entre parenthèses, l'écart-type. Les durées sont exprimées en ms, les fréquences en Hz. (*) : N = 25 ; (**) : N = 18.

Source : MNHN, Paris

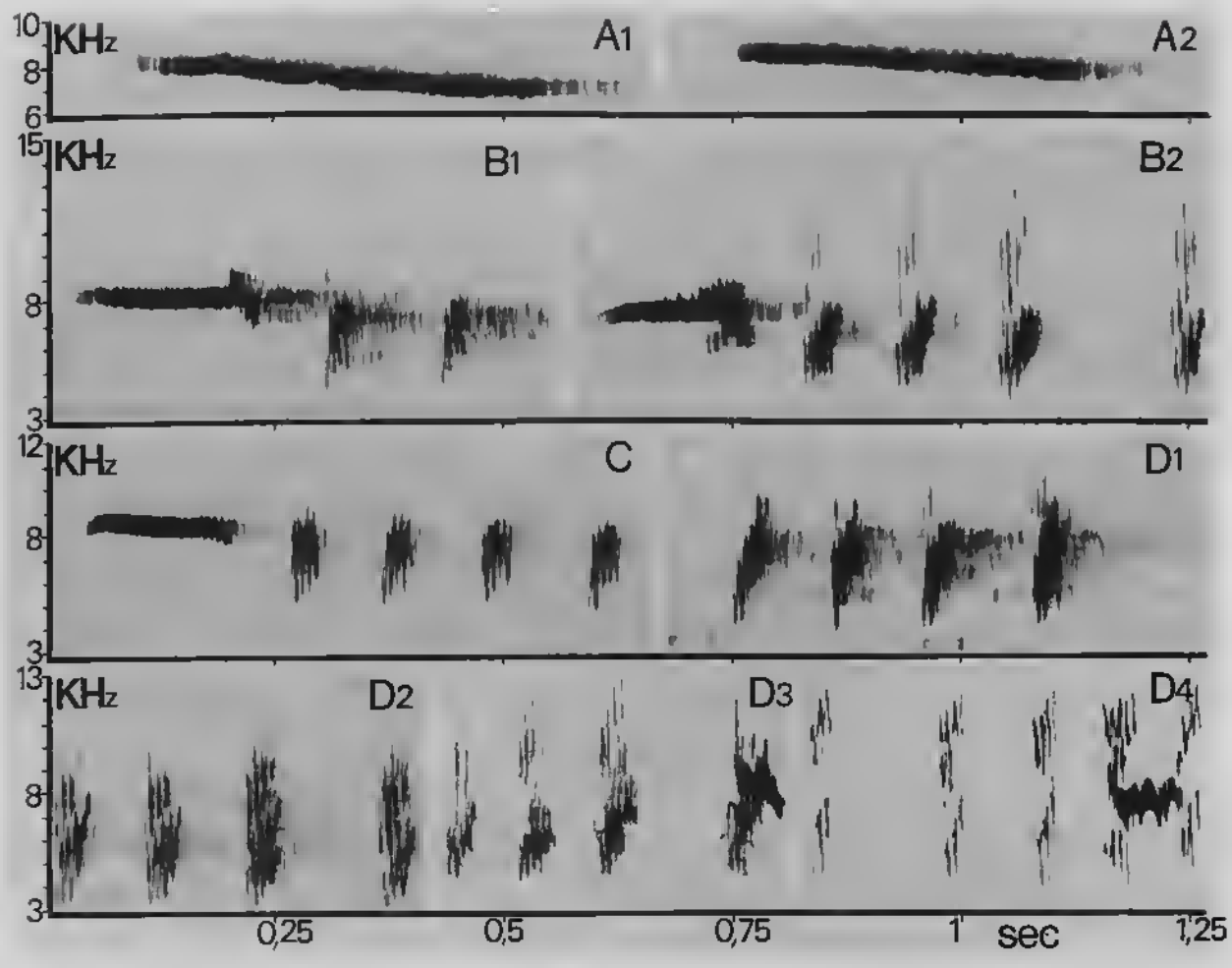


FIG. 25. — Cris d'alarme de *Muscicapa sethsmithi*.

A. — Cris émis, en présence d'un épervier en mouvement, par la femelle (A1) et par le mâle (A2).
B. — Motifs émis par deux individus différents (B1 et B2) en présence d'un épervier posé (B1 = mâle A2).
C. — Alarme (même individu que A2 et B1).
D. — Cris rythmiques d'alarme. D1, D2 et D3-4 sont des mâles différents (D1 = C). En D3 et D4 : cri de femelle superposé.

b) *Motifs émis en présence d'un rapace posé* (fig. 25 B et C)

Il s'agit en fait d'une vocalisation intermédiaire entre les cris précédents et les cris rythmiques d'alarme. Des premiers est conservée la note initiale, d'attaque fort estompée, sifflée, mais qui vibre progressivement en finale (durée de 160 à 200 ms, fréquence très légèrement modulée dans une gamme comprise entre 7 et 8,5 KHz). Cette note est suivie de 2 à 4 glissandos ascendants vibrés, dont les caractéristiques sont les mêmes que celles des unités des motifs rythmiques d'alarme décrits plus loin. Les sonogrammes B1 et B2 illustrent la transition entre les cris A et le motif C (A2, B1 et C concernent le même individu).

c) *Cris rythmiques d'alarme* (fig. 25 D)

Leur émission est associée au secteur du nid : à l'approche d'un observateur ou du tout prédateur potentiel, parfois à l'arrivée d'une ronde très remuante et bruyante et, dans les circonstances mentionnées plus haut, après 4-5 minutes de présence de l'épervier, quand les oiseaux parurent avoir réalisé que le rapace ne s'intéressait pas du tout à eux. Nous préciserons ici que tous

Source : MNHN, Paris

les divers cris d'alarme peuvent être émis par l'un ou par l'autre des partenaires du couple, souvent même par les deux à la fois.

Les caractéristiques des notes vibrées composant ces cris rythmiques sont données dans le tableau 4. On peut y ajouter un intervalle moyen de 110,7 ms (N = 30 ; σ = 24,71) entre chaque note. On remarquera des différences individuelles importantes qui laisseraient, ici encore, entendre la possibilité d'une reconnaissance acoustique (D1, D2 et D3-4 concernent des individus différents, D1 est le même que C, D2 que B2). Sur D3 et D4 figurent aussi, à chaque fois, un cri de femelle.

Cris de la femelle (fig. 26 A)

Nous présentons ici quelques vocalisations émises par la femelle dans diverses circonstances.

a — Cri unitaire émis par un individu non nicheur, en se rapprochant du mâle (A1). La note est composée de deux sons indépendants ; l'un d'une durée de 53 ms, modulé en fréquence entre 8 400 et 8 900 Hz, l'autre de 29 ms, variant entre 6 800 et 7 500 Hz.

b — Cris unitaires et binaires de la femelle appelant le mâle, ou lui répondant, alors que celui-ci chasse à proximité du nid où elle couve (A2) ou nourrit des jeunes, avec l'aide de son partenaire (A2 et A3). Le mâle émet le même type de cri (B1). Les enregistrements ne sont pas très bons, en raison d'une ambiance sonore particulièrement forte, due aux insectes.

Ces cris durent environ 140 ms (la seconde note est d'un tiers plus brève que la première, dans le cas des vocalisations binaires), l'énergie est concentrée sur une fréquence portante qui varie entre 8 250 et 9 500 Hz, modulée avec une amplitude de 950 à 1 200 Hz et une fréquence de 130 à 165 Hz. Les sonogrammes nous montrent que ces fréquences dominantes ne sont pas celles des sons fondamentaux mais des harmoniques d'ordre 4 ou 5 selon les individus. On remarquera une certaine ressemblance entre ces cris qui nous ont paru liés à des rapports alimentaires entre les adultes, et ceux des jeunes qui réclament de la nourriture (fig. 24 B3).

c — Parmi les cris émis par la femelle près du nid, nous devons encore mentionner ceux figurés en D3 et D4 (fig. 25) alors que le mâle émet des motifs rythmiques d'alarme. Ce sont des cris brefs (de 50 à 130 ms), modulés en fréquence entre 8 et 9 KHz.

Cris simples et doubles du mâle (fig. 26 B)

a — En B1 est illustré un cri identique à ceux de la femelle (fig. 26 A2) : cri du mâle chassant

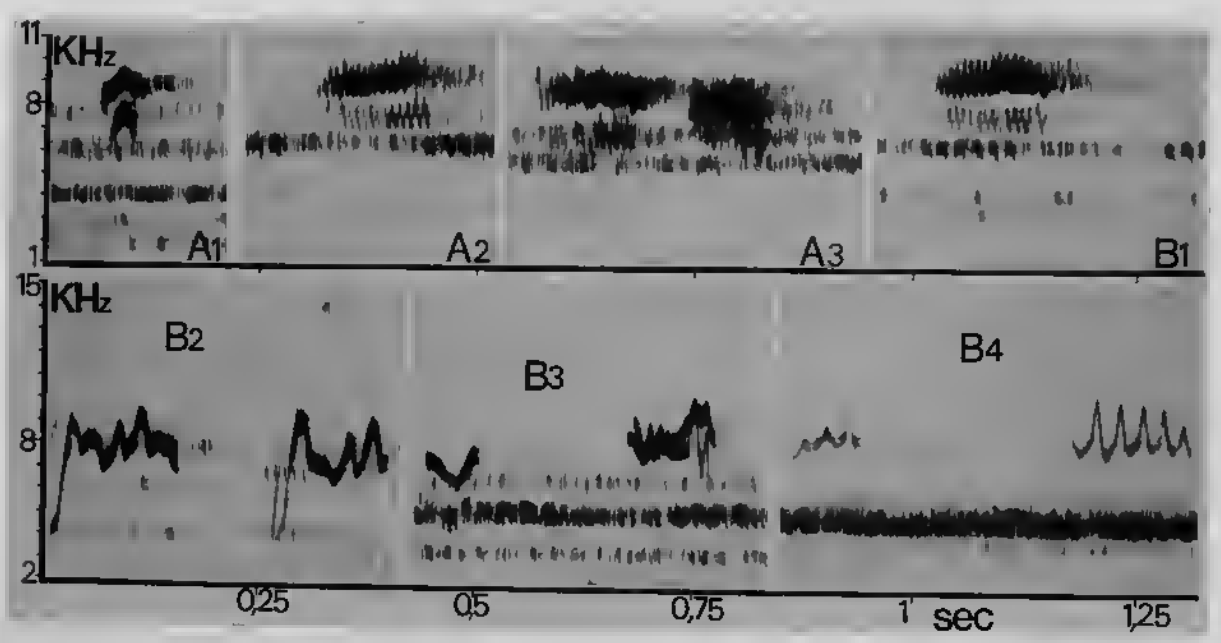


FIG. 26. — Cris de *Muscicapa sethsmithi*.
A. — Cris de femelle (voir texte).
B. — Cris simples (B_1) et doubles (B_2, B_3 et B_4 sont trois individus différents) émis par le mâle.

Source : MNHN, Paris

prés du nid et paraissant appeler sa partenaire qui lui répond de la même façon. La note dure 125 ms, sa fréquence portante dominante varie entre 9 et 9,5 KHz et subit une modulation avec une amplitude de 800 á 1 100 Hz et une fréquence de 130 Hz. L'énergie apparaît concentrée sur l'harmonique d'ordre 5.

b — Trés fréquemment, lorsqu'il se rapproche de la femelle, tant durant la période de nidification qu'en dehors de celle-ci, le mâle émet une note double, trés modulée en fréquence : cri binaire dont les deux constituants unitaires ne sont pas identiques, bien que souvent assez proches. En B2, B3 et B4 (fig. 26) sont présentés les tracés des cris de 3 mâles différents. Notre matériel ne nous permet cependant pas de garantir la possibilité d'une reconnaissance individuelle fondée sur ces vocalisations. Les unités varient entre 60 et 150 ms, les fréquences utilisées étant comprises entre 6 et 10 KHz ; les silences qui les séparent durent de 110 à 235 ms. On remarquera, en B3, l'utilisation de la double tonalité.

Les chants

Dans leur forme trés élaborée, ils sont le fait du mâle mais, sous leur type simplifié, ils peuvent également être émis par la femelle.

a — La proclamation territoriale (fig. 27 A, B) s'effectue à l'aide d'un chant au rythme très lent, qui consiste en la répétition d'une note unique, à de petites variantes prés. Lors des séquences spontanées, les intervalles entre les notes sont de 4,3 secondes ($N = 9$; $\sigma = 1{,}05$). La repasse d'enregistrements de ce chant ne provoque pas de modification autre que l'accélération du rythme (intervalle moyen : 2,2 secondes ; $\sigma = 0{,}55$; $N = 7$). Nous présentons les notes émises par trois individus différents (fig. 27 A, B1 et B2). Chez l'un, les notes sont sifflées aux deux premiers tiers et vibrées en finale, montantes de 7 400 à 8 500 Hz, et d'une durée de 195 à 217 ms. Chez les deux autres (partenaires d'un couple), les notes sont plus nettement modulées entre 7 600 et 8 400 Hz pour l'un, entre 8 100 et 9 200 Hz pour l'autre, leur durée variant entre 102 et 116 ms.

Si, dans la majorité des cas, le mâle est le principal émetteur de ce chant, il arrive toutefois, lorsque la femelle est hors de vue, ou du moins à plus de 15 m de lá, qu'elle aussi utilise ce chant, en réponse á celui de son partenaire : les oiseaux effectuent ainsi un véritable duo antiphonique. La femelle participe toutefois bien moins longtemps que le mâle à cet échange de vocalisations qui paraissent ainsi remplir deux fonctions : la proclamation territoriale à l'encontre des congénéres et le contact social entre les partenaires.

b — Avec la phrase C de la fig. 27, nous abordons les chants de cour ou de parade, à motivation sexuelle. Cette phrase était irréguliérement émise par le mâle dont nous avons présenté les notes doubles sur la fig. 26 B2, en réponse au cri de sa femelle (fig. 26 A1), mais pas à chaque fois, cependant toujours quand les deux oiseaux se trouvaient á courte distance l'un de l'autre. Nous n'avons pu en enregistrer convenablement qu'une seule, les autres nous ont toutefois, á l'oreille, paru identiques : d'une durée de 0,9 s et composées d'un mélange de notes sifflées et de notes vibrées dont les fréquences sont comprises entre 4 et 10 KHz.

c — Rapproché de sa partenaire, le mâle émet parfois un chant soutenu, varié, bien qu'incluant des répétitions de notes ou de motifs. La fig. 28 montre la gamme des fréquences utilisées ($N = 108$), la durée des notes ($N = 108$; $\bar{x} = 157{,}2$ ms ; $\sigma = 145{,}00$) et les intervalles entre celles-ci, d'attaque á attaque ($N = 94$; $\bar{x} = 374{,}9$ ms ; $\sigma = 268{,}61$).

Le chant dont une courte séquence est présentée sur la fig. 29, possède apparemment une valeur territoriale en plus de sa signification sexuelle car, á la repasse, le mâle, très démonstratif, en reprend mais sur un rythme plus accéléré, les principaux motifs (fig. 27 D). De plus, nous l'avons entendu, sous cette derniére forme, lors d'une intrusion du mâle qui occupait le territoire voisin. À ce propos, nous soulèverons le probléme de la caractérisation individuelle des mâles par certains motifs de leur chant. En effet, ceux présentés sur la fig. 27 D furent de nouveau enregistrés au même endroit 19 mois plus tard. Malheureusement, ce mâle n'étant pas bagué, nous n'avons pas pu vérifier qu'il s'agissait bien du même individu.

Sur les figures 30 et 31, nous présentons quelques séquences d'un chant de cour d'un autre individu, beaucoup plus varié bien qu'y soit décelable la reprise de certaines notes ou motifs, mais avec des modifications. Comme les sonogrammes le laissent apparaître, l'ambiance sonore (surtout celle due aux insectes) était

Source : MNHN, Paris

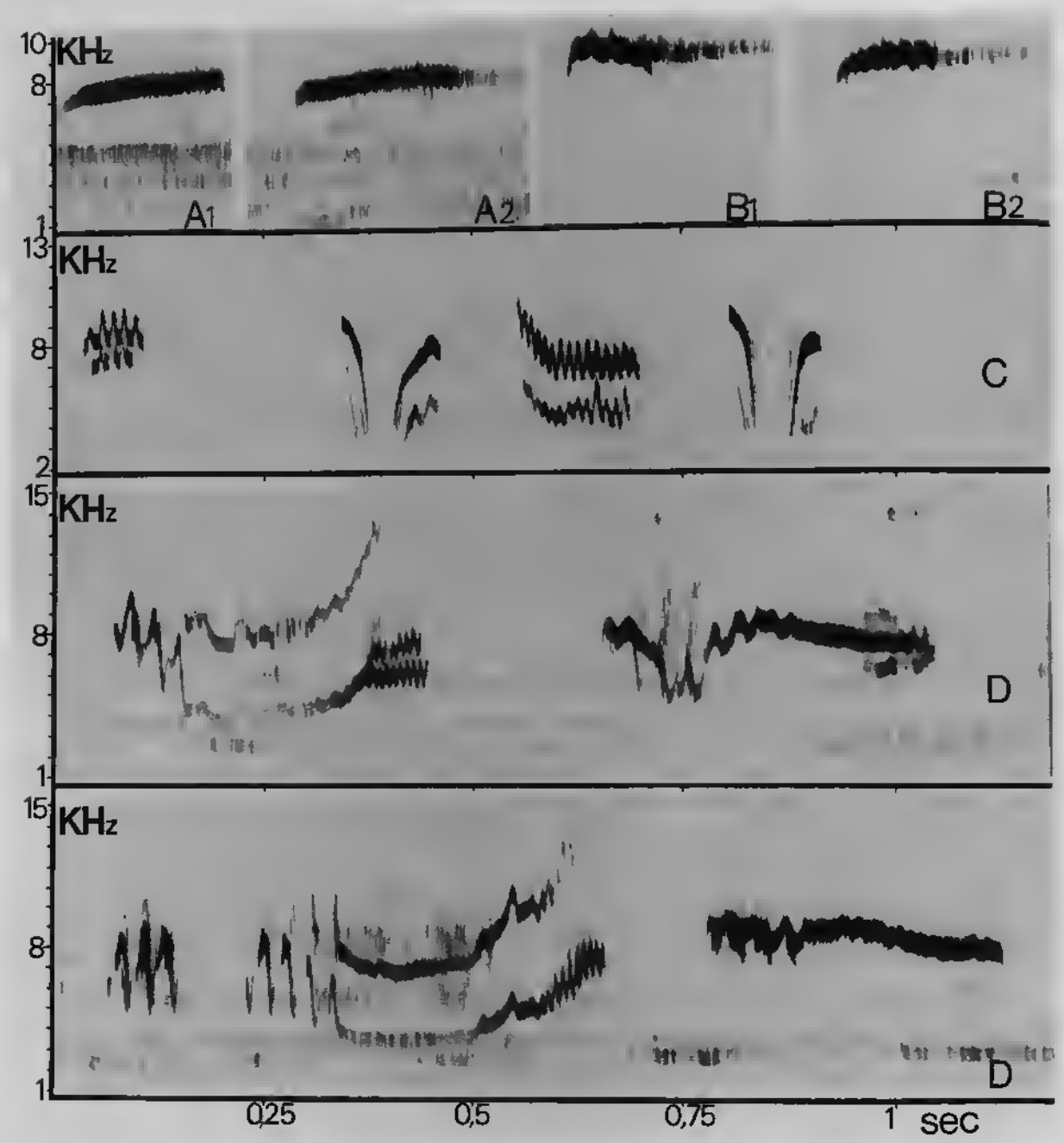


FIG. 27. — Chants de *Muscicapa sethsmithi*.

A et B. — Proclamation territoriale (A, B1 et B2 sont trois individus différents, B1 et B2 étant les partenaires d'un couple).

C. — Bref chant de cour du mâle.

D. — Chant de cour prolongé du mâle (individu différent de celui analysé en C).

Source : MNHN, Paris

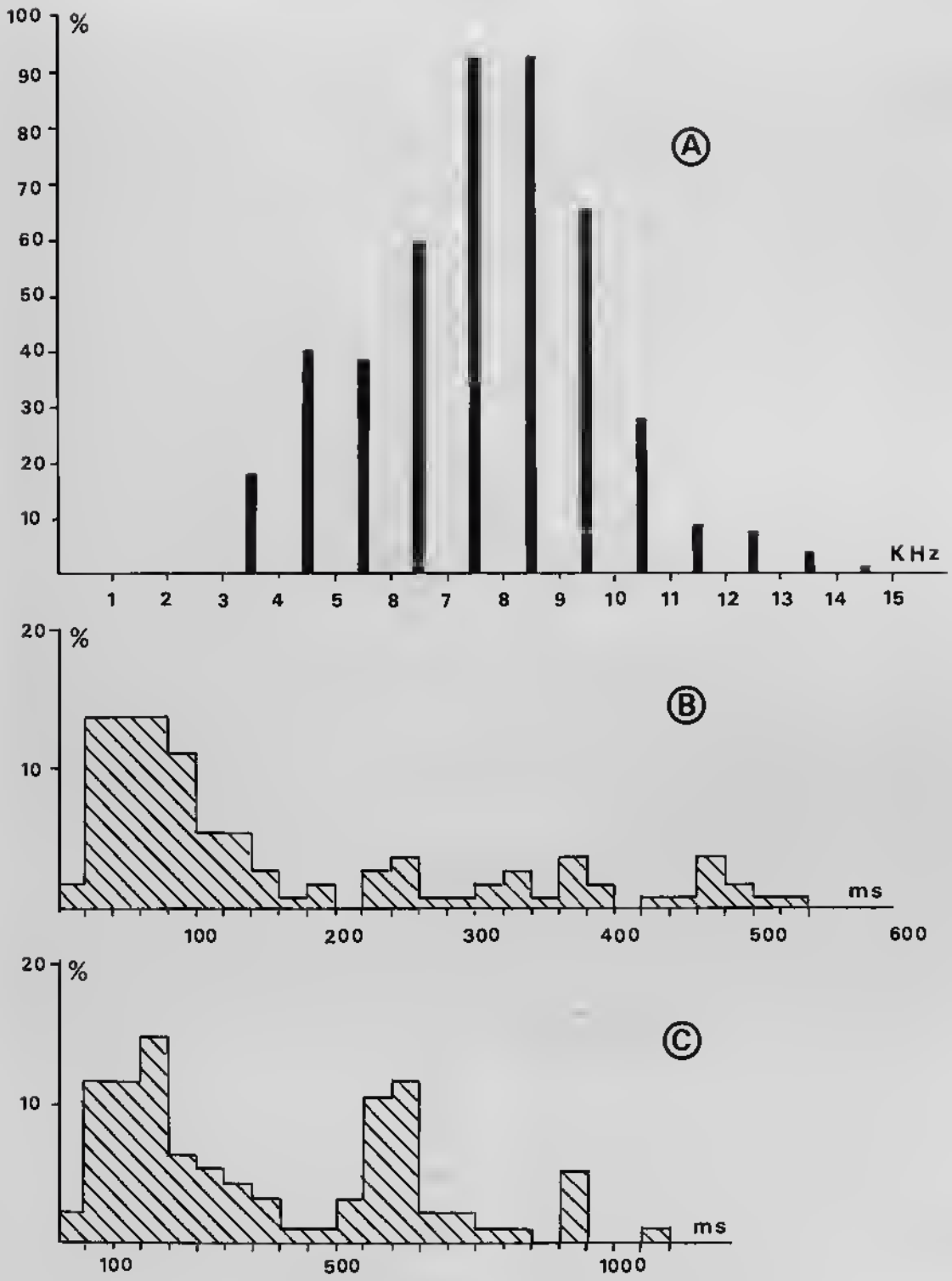


FIG. 28. — Paramètres du chant de *Muscicapa sethsmithi*.

A. — Gamme des fréquences utilisées.
B. — Durée des notes.
C. — Intervalle entre les notes (de l'attaque d'une note à celle de la suivante).

Source : MNHN, Paris

FIG. 29. — Chant de cour de *Muscicapa sethsmithi*.
(même individu que sur la fig. 27 D).

particulièrement importante lors des enregistrements. Ce chant était pratiquement continu, les séquences de 1,5 à 8 secondes étant séparées par des silences de 1,5 á 12 secondes. Le mâle chantait ainsi d'abord á 1 m puis á 9 m de sa femelle. Nous étions á 12 m de l'oiseau et n'entendions que des bribes de son chant que nous ne décelions bien souvent qu'aux mouvements très visibles — en raison de la couleur jaune — d'ouverture et de fermeture du bec.

Les séquences de ces chants de cour sont donc caractérisées par la large gamme des fréquences utilisées, avec néanmoins une nette prédominance des bandes comprises entre 7 et 9 KHz, c'est-à-dire qu'elles dominent le fond sonore de la forêt. Les notes montrent des structures trés variées, toutefois, si la plupart d'entre elles sont vibrées, leur fréquence de modulation demeure faible et la variation de fréquence reste dans des limites étroites. Dans leur composition et leur rythme, ces chants apparaissent très irréguliers : des notes brèves, émises à intervalles plus ou moins courts ou longs, mêlées á d'autres nettement plus étirées et plus modulées tant en amplitude qu'en fréquence, et cela avec une cadence trés changeante. On remarquera aussi qu'en moyenne une note sur deux (50,9 %, N = 108) montre une double tonalité, indice du fonctionnement indépendant de chaque bronche. L'énergie acoustique n'est produite que pendant 37,8 % du temps que dure la séquence (33 à 48 % pour 6 séquences analysées).

Source : MNHN, Paris

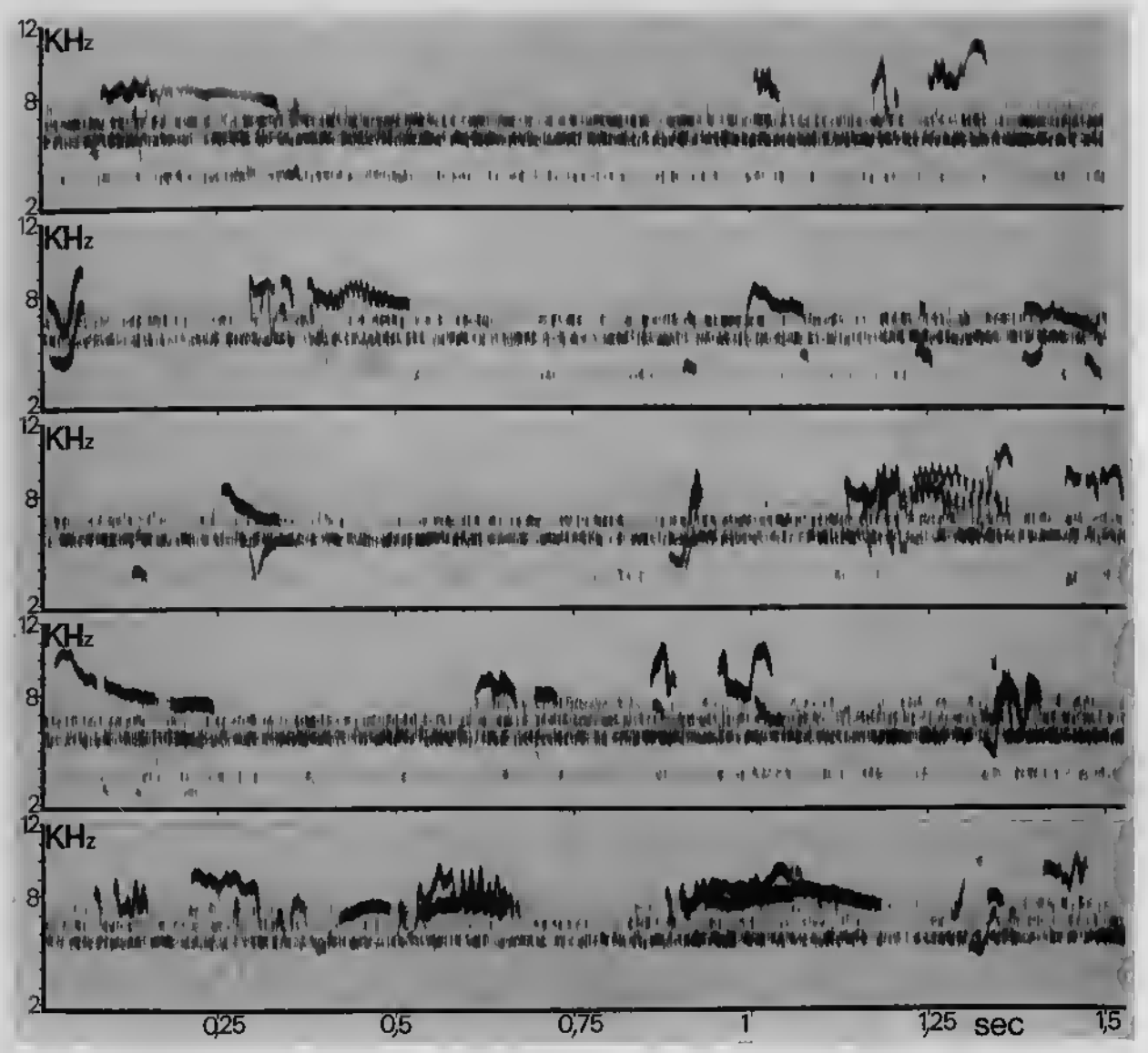


FIG. 30. — Chant de cour de *Muscicapa sethsmithi*.
(individu différent de celui de la fig. 29).

Source : MNHN, Paris

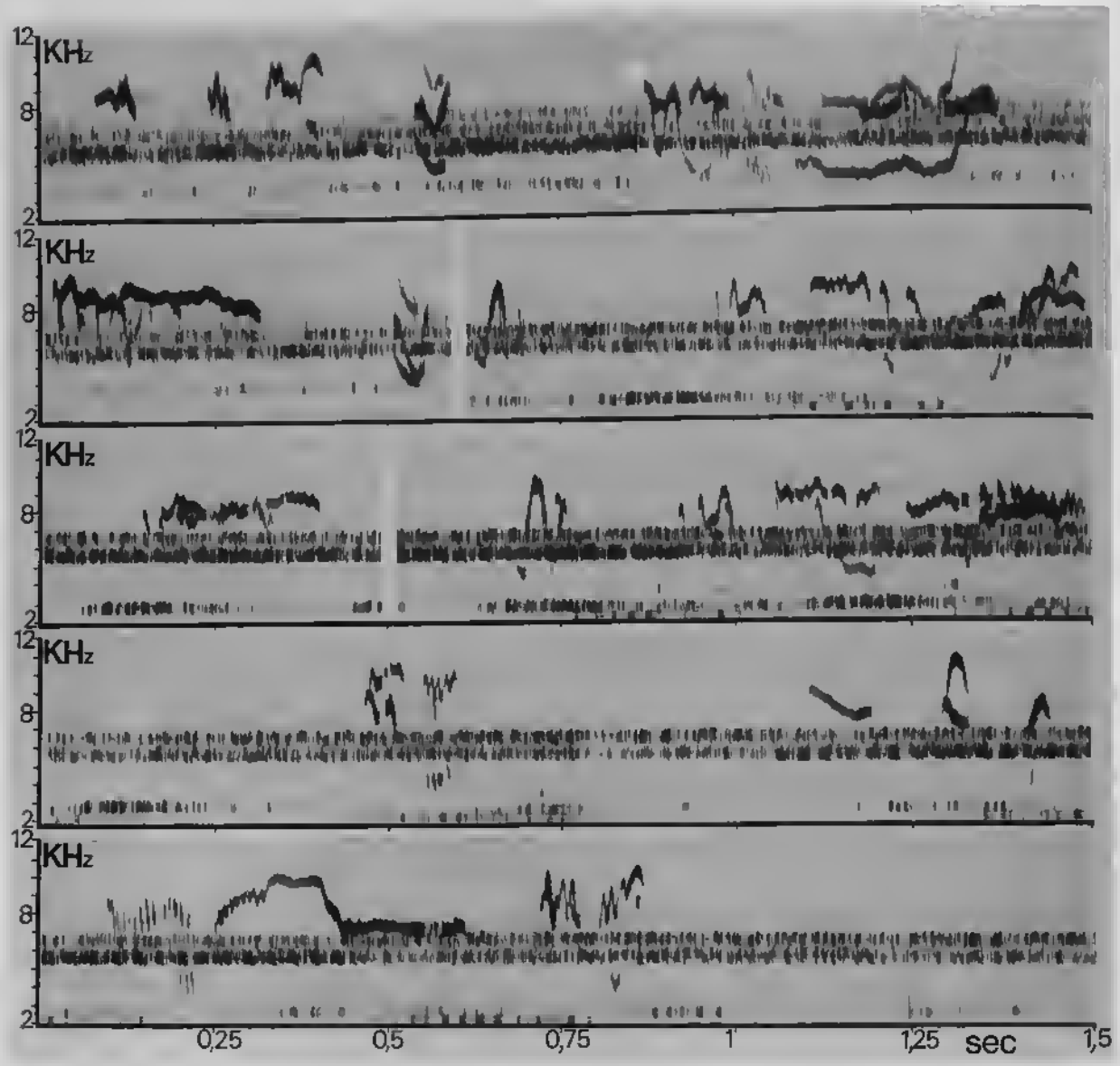


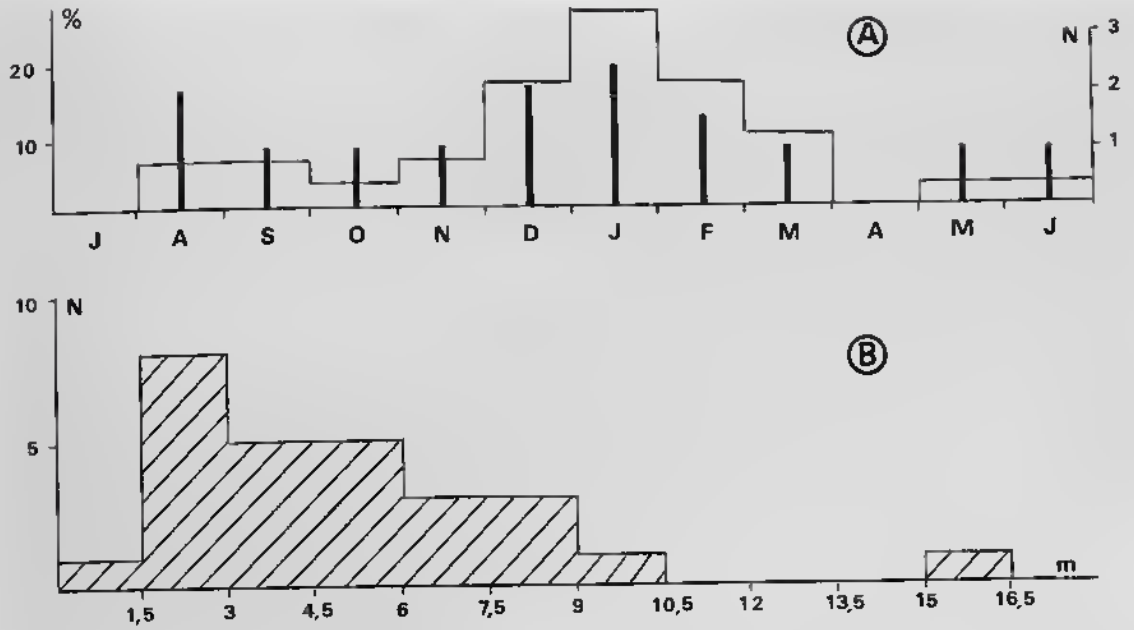
FIG. 31. — Chant de cour de *Muscicapa sethsmithi*.
(autre sèquence du même mâle que sur la fig. 30).

NIDIFICATION

Les donnèes que nous possèdons sur la reproduction de cette espèce au Gabon montrent qu'elle s'y effectue pratiquement tout au long de l'année, à l'exception peut-être des mois de juillet (cœur de la grande saison sèche) et d'avril (mois de la pleine mue), encore qu'il ne soit pas du tout impossible que les « trous » de juillet et d'avril, sur notre fig. 32, soient tout à fait fortuits.

La fig. 32 A fournit d'une part la distribution des 30 nids trouvès et, d'autre part, le nombre moyen de nids dècouverts chaque mois (en ne retenant que nos propres donnèes — 25 nids — pondèrèes par la durèe de nos sèjours). Il apparaît alors qu'en dèpit de son ètalement sur presque toute l'annèe, la nidification fluctue de manière saisonnière et montre deux maxima ; l'un en fin de grande saison sèche — dèbut des pluies, et l'autre durant la petite saison sèche ; les minima correspondent aux pèriodes très pluvieuses.

Source : MNHN, Paris



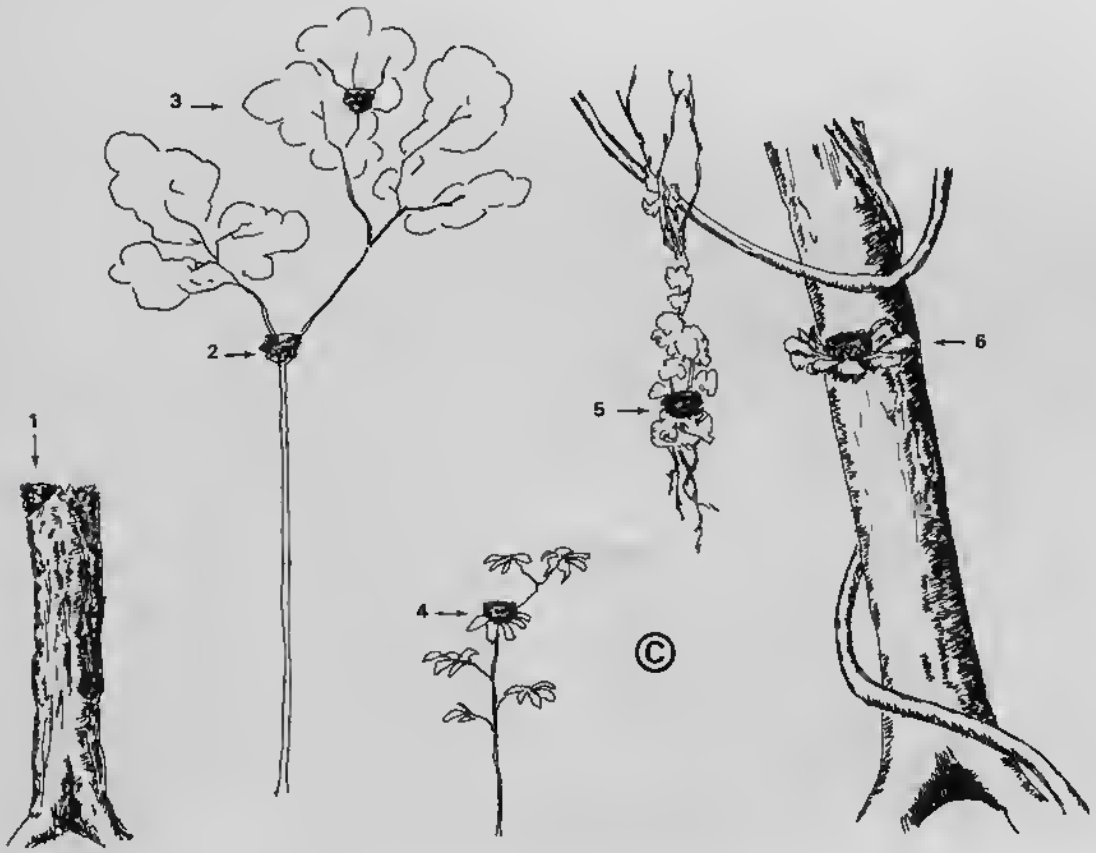


FIG. 32. — Nidification de *Muscicapa sethsmithi*.

A. — Période de reproduction. Histogramme en trait continu : pourcentage mensuel de nids trouvés. Histogramme en bâtonnets : nombre moyen de nids trouvés chaque mois.
B. — Hauteurs auxquelles sont placés les nids.
C. — Sites de nidification.

Source : MNHN, Paris

Ailleurs, nous ne disposons que d'indications très éparses et fort fragmentaires sur l'époque de reproduction de l'espèce : données anecdotiques de BATES (1911 et *in* SHARPE, 1907) dans le sud du Cameroun et de CHAPIN (1953) au Zaïre, qui suggèrent que la nidification pourrait, dans ces régions, se dérouler selon le même schéma qu'au Gabon. On remarquera que SERLE (1981) donne *M. adusta* — l'équivalent de *M. sethsmithi*, en altitude au Cameroun — nicheur de janvier à avril, en fin de saison sèche, début des pluies.

Les comportements, tant du mâle que de la femelle, qui président à la formation des couples, demeurent inconnus : toutes nos observations d'oiseaux cantonnés ont porté sur des individus appariés, ce qui, au passage, va dans le sens de l'hypothèse (cf. unité sociale) de la pérennité, voire la perpétuité des couples, jointe à une grande longévité des adultes.

Si la valeur moyenne est de 4,9 m (N = 27, σ = 3,22), la hauteur à laquelle sont édifiés les nids varie entre 1 et 16 m mais présente toutefois un maximum entre 1,5 et 3 m (30 % des cas, cf. fig. 32 B) tandis que 70 %, soit près des trois quarts des nids, sont placés en dessous de 6 m. Compte tenu de leur exposition et de la facilité avec laquelle on les trouve, lorsque les couples ont été localisés, nous ne pensons pas qu'un biais quelconque ait été introduit dans cet échantillonnage de l'emplacement des nids de cette espèce.

Le nid est toujours placé dans une zone très dégagée et n'est pas du tout dissimulé par un quelconque écran de végétation. Son support apparaît choisi de manière telle qu'aucune voie d'accès aisée et évidente ne le relie aux éléments architecturaux forestiers qui pourraient faciliter le passage d'un éventuel prédateur, ou du moins gêner la détection de son approche.

La fig. 32 C récapitule les sites de nidification que nous avons observés. Le sommet d'une « chandelle » (C1) dans une trouée (nid placé sur une plaque de mousse et entre quelques jeunes rameaux d'épiphytes) ne paraît être qu'occasionnel (1 cas sur 27). En revanche, le replat d'un jeune tronc ayant été cassé à cet endroit et d'où partent des rejets (C2), s'avère plus souvent choisi (8 cas), tout comme la partie apicale des arbustes isolés du sous-bois (C3, 5 cas) où les oiseaux construisent dans une fourche bien dégagée. Les corbeilles constituées par les feuilles verticillées des pousses d'*Alchornea floribunda*, Euphorbiaceae (C4), plante très abondante dans le sous-bois, ont été utilisées dans 4 cas. Autre site apprécié, les lianes pendantes, feuillues ou non, mais retenant alors de petits amas de débris végétaux divers : les oiseaux y placent leur nid dans la partie distale (C5, 7 cas, dont un au-dessus de l'eau). Enfin, mentionnons, en deux occasions, la nidification sur une plante épiphyte croissant en encorbellement contre un tronc (C6).

Volumineux par rapport à la taille de l'oiseau (fig. 33), le nid n'a rien d'une construction soignée et élaborée : il apparaît comme une petite coupe (diamètre interne de 40 à 50 mm, externe de 75 mm, profondeur 32 à 40 mm) de fins éléments, enchassée dans un amas hirsute de matériaux grossiers (diamètre de 9 à 12 cm, hauteur de 7 à 8 cm). Sur une assise de feuilles mortes, de radicelles, de débris d'écorces, de petits morceaux de brindilles pourries, le corps du nid consiste essentiellement en mousses entassées dont la cohésion est assurée plus par compactage que par façonnage. Cependant, pour conserver une certaine rigidité à l'ensemble, des lambeaux d'écorce et de feuilles mortes, ainsi que des fragments de tiges de lianes ou de courts morceaux de fines branchettes, sont inclus dans la maçonnerie et sur le pourtour de la coupe. Cette dernière est d'une texture peu serrée, garnie intérieurement de très fines tiges herbacées, ou de minces nervures de feuilles et parfois de crins végétaux. Tous ces matériaux, déjà secs ou à demi secs lors de leur collecte, continuent à se dégrader ; les mousses, notamment, jaunissent peu à peu et l'ensemble, bien que très exposé, se confond alors avec le substrat ou évoque un paquet de débris végétaux en décomposition qui seraient restés accrochés à cet endroit. Si ce gros soubassement de mousse nous est apparu constituer l'une des caractéristiques du nid de *M. sethsmithi* (voir aussi les très brèves descriptions qu'en font BATES (1911) et CHAPIN (1953)), nous devons quand même signaler que, dans un cas, il s'avérait pratiquement inexistant : installé à l'aisselle des feuilles d'une pousse d'*Alchornea*, le nid se présentait essentiellement comme un amas de tigelles et de feuilles mortes (cf. la photographie prise par A. R. DEVEZ, *in* BROSSET, 1976 : 101).

Nous ne savons pas qui du mâle ou de la femelle choisit le site où sera installé le nid. En revanche, la construction est presque en totalité le fait de la femelle ; le mâle ne vient guère

Source : MNHN, Paris

FIG. 33. — Nid de *Muscicapa sethsmithi*. Photo A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.
Remarquer le nid volumineux par rapport à la taille de l'oiseau.

Source : MNHN, Paris

apporter des matériaux que lors de la mise en place du soubassement, et encore sa contribution demeure-t-elle mineure par rapport à celle de sa partenaire qui effectue les 9/10e des visites. Néanmoins, à plusieurs reprises, le mâle a été observé ramassant des matériaux et les donnant à sa partenaire laquelle les insérait alors dans la maçonnerie du nid.

La construction prend de 6 à 10 jours ; les matériaux sont recueillis dans un rayon de 20 m : les mousses sont prélevées sur les branches et les tiges, aussi sur les troncs couchés au sol.

Quand le nid est terminé, la femelle sollicite l'accouplement avec le mâle : elle pépie en adoptant une posture de jeune qui réclame la béquée. Cette attitude est proche de celle prise par la femelle de *M. cassini*, représentée sur la fig. 18 G. Le corps est toutefois tenu plus horizontal et plus ramassé ; les pointes des ailes, pendantes et légèrement écartées, sont animées de très rapides et courts battements. La femelle se rapproche ainsi de son partenaire qui lui donne une proie et copule aussitôt. Nous avons cependant observé, à plusieurs reprises, un comportement plus complexe de la part d'un couple, la veille de la ponte du 1er œuf. La femelle attirait le mâle qui, bien visible, chassait à moins de 10 m de là : elle s'accroupissait, relevant l'avant du corps (cf. attitude de *M. cassini* de la fig. 18 B2, mais avec la tête moins projetée vers l'avant) et émettait de brefs cris aigus en série rapide, le bec largement ouvert, montrant l'in-

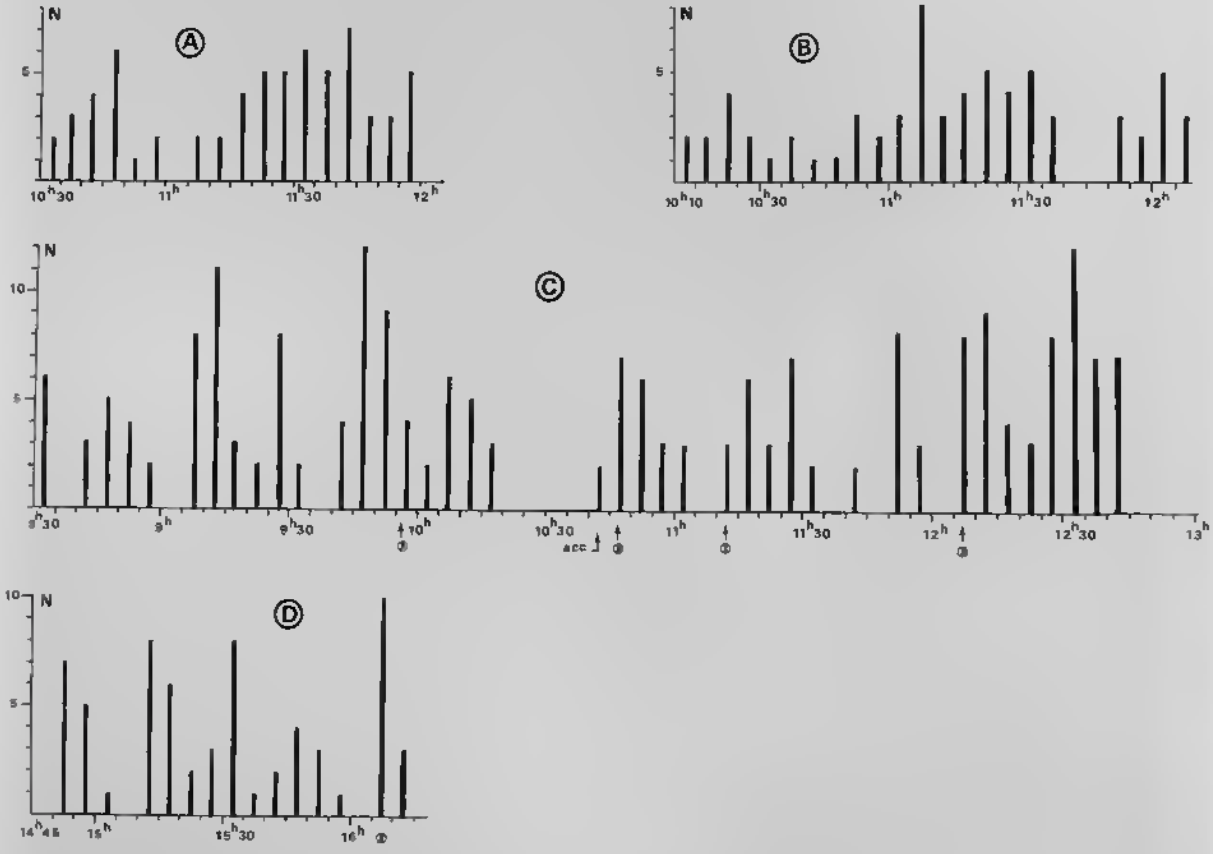


FIG. 34. — Activité de chasse de *Muscicapa sethsmithi*, exprimée en nombre d'actions de chasse effectuées par tranches de 5 mn.

A. — Mâle non nicheur le 14.11.1973.
B. — Femelle non nicheuse le 5.5.1974, au même endroit que A.
C. — Mâle nicheur le 4.12.1973, jour précédent la ponte du 1er œuf.
D. — Femelle de C, le même jour.
x = une becquée donnée à la femelle par le mâle.
Acc = tentative d'accouplement.

Source : MNHN, Paris

térieur jaune vif. Le mâle venait alors, donnait la bèquée à sa femelle et s'accouplait rapidement avec elle, presque en vol sur place sur le dos de sa partenaire. Puis il se posait à côté d'elle — qui avait repris sa précédente posture — et effectuait une véritable danse, sautillant de droite et de gauche sur son perchoir, dans une attitude très proche de celle du mâle *M. cassini* représentée sur la fig. 18 H (ce comportement a été aussi observé de la part du mâle accueillant la femelle durant l'incubation et aussi pendant l'élevage des jeunes au nid). Le mâle et la femelle, face à face, faisaient ainsi, pendant 40 à 50 secondes, un duo que nous n'avons malheureusement pas enregistré mais où la femelle émettait des séries de notes unitaires, le mâle des notes doubles ou de courts motifs (type B de la fig. 25 ou C de la fig. 27). Ensuite, le mâle repartait sur son perchoir initial d'où il lançait ses notes doubles. Il se tenait alors dans une posture voisine de celle illustrée pour *M. cassini* sur la fig. 8 B, mais avec les rectrices fermées, écartant et repliant vivement les deux ailes, d'abord en même temps, puis en alternance. Finalement, il se calmait après être resté quelques instants tourné vers sa partenaire, tarses fléchis, corps horizontal, dos voûté et tête rentrée entre les épaules.

Les 21 pontes que nous avons vérifiées se composaient de 2 œufs chacune : coquilles ovoïdes, allongées, mates, à fond variant du blanc verdâtre au vert clair terne, indistinctement ponctuées sur toute leur surface de brun roussâtre ou de roux grisâtre, mesurant environ 17 × 13,5 mm. Ce nombre d'œufs par ponte et leur description s'accordent aux données de BATES (1911) et de CHAPIN (1953).

Les œufs sont pondus à un jour d'intervalle et l'incubation débute quand la ponte est complète.

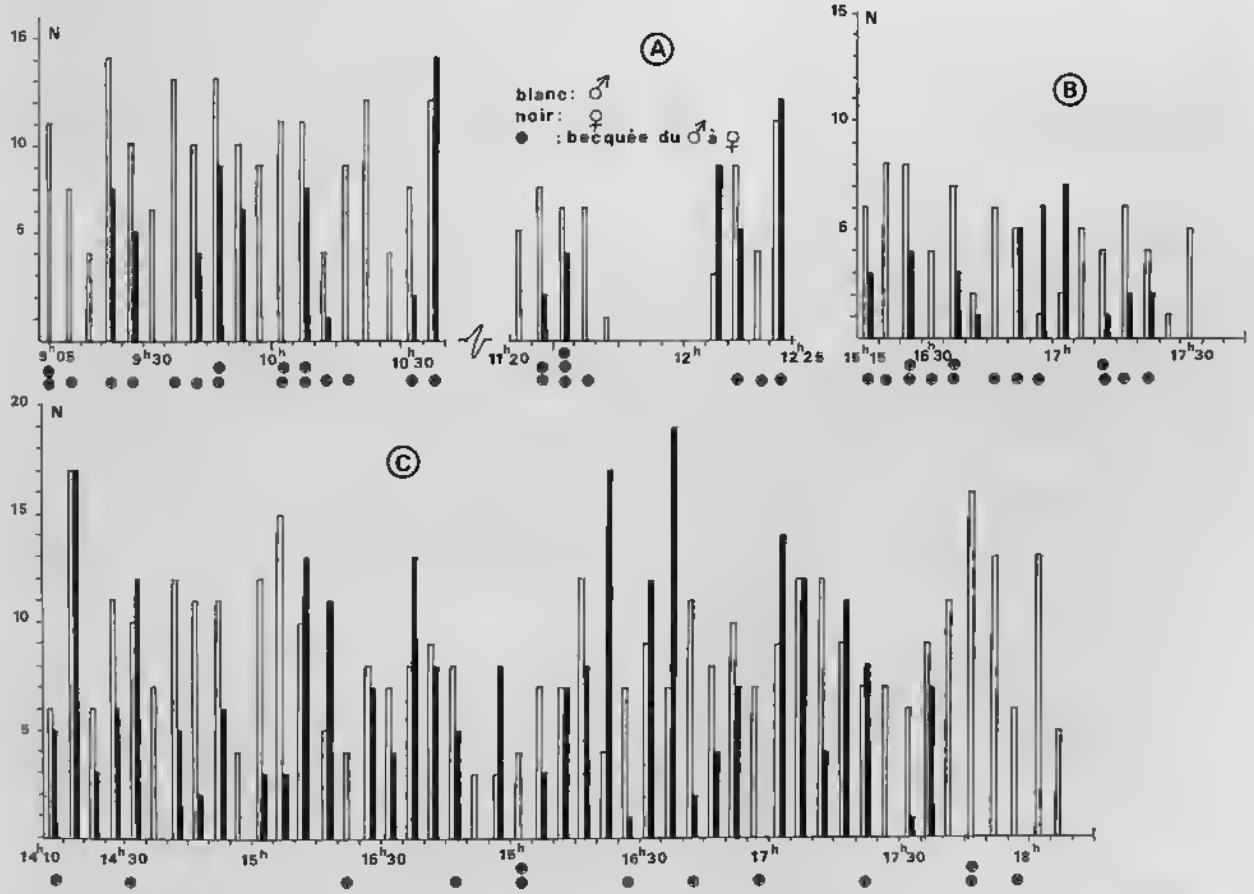


FIG. 35. — Activité de chasse de *Muscicapa sethsmithi* (nombre de proies capturées par tranches de 5 mn).

A et B. — Durant l'incubation.

C. — Durant l'élevage des jeunes au nid (2 oisillons de 2 jours).

Barres évidées : captures de proies par le mâle ; barres pleines : captures de proies par la femelle ; les astérisques correspondent aux nourrissages de la femelle par le mâle.

Source : MNHN, Paris

Seule la femelle couve, le mâle lui fournissant un complément alimentaire très appréciable.

Il est à ce propos utile de préciser ici que cette espéce chasse à longueur de journée, seules les trés grosses averses l'arrêtent temporairement. Quand les oiseaux ne nichent pas, leur rythme d'activité est assez régulier : chaque adulte capture entre 35 et 50 proies par heure (cf. fig. 34 A et B). En revanche, durant la nidification, les périodes de chasse sont plus contractées dans le temps et plus intenses (cf. fig. 34 C et D, avant la ponte).

Nous n'avons jamais observé de nourrissage de la femelle par le mâle en dehors de la période de reproduction ou, plus exactement, en l'absence du nid ou de l'imminence de sa construction. Le nombre de becquées données par le mâle à sa partenaire va croissant depuis le début de la construction du nid jusqu'à l'incubation (cf. fig. 34 C et D, et fig. 35 A et B). Dans le tableau 5 figurent les valeurs que nous avons pu obtenir en comptant les actions de chasse des deux partenaires du couple (ou parfois d'un seul) et qui illustrent bien l'importance de l'apport alimentaire du mâle à la femelle. Cette contribution est vraisemblablement plus forte qu'elle ne le paraît car il n'est pas impossible du tout que le mâle donne plus d'une proie par becquée à sa partenaire. On remarquera (fig. 35 A et B) que la cadence des nourrissages de la femelle par le mâle augmente quand celle-ci chasse, stimulant ainsi son conjoint.

À propos des relations alimentaires entre les conjoints, il nous faut ici mentionner avoir frèquemment observé, comme nous l'avons représenté sur la fig. 36 A-E (données se rapportant á celles de la fig. 35 A), le mâle cédant son perchoir de chasse à sa partenaire et y revenant quant elle est retournée au nid, et cela tant que le perchoir apparaît de fréquentation rentable. En revanche (fig. 36 F-O), lorsque les concentrations de petits insectes, recherchées par notre oiseau, s'avèrent trop mobiles dans le temps et dans l'espace, sur la zone de chasse, le mâle (qui circule en fait beaucoup plus que ne le montrent nos illustrations qui ne concernent que l'espace délimité uniquement par les vols de chasse) laisse toujours à la femelle les postes d'affût les plus profitables, ceux d'oú elle peut aisément chasser à courte distance et d'un vol beaucoup plus

TABLEAU 5. — Contribution du mâle *Muscicapa sethsmithi* á l'alimentation de la femelle durant la nidification.

Stade de nidification (date)	Durée de l'observation	Proportion de proies du ♂ données à la ♀	Proportion de proies de la ♀ reçues du ♂
Construction* (11.2.75)	70 mn (9h15-10h25)	3/73 (4,1 %)	3/50 (6 %)
Construction* (19.2.75)	15 mn (17h10-25)	1/24 (4,2 %)	1/9 (11,1 %)
Nid terminé (4.12.74)	270 mn (8h30-13h)	4/210 (1,9 %)	—
	90 mn (14h45-16h15	—	1/65 (1,5 %)
Ponte en cours* (26.2.75)	30 mn (16h00-30)	—	4/18 (22,2 %)
Incubation (21.1.75)	66 mn (15h30-16h36)	17/90 (18,9 %)	17/105 (16,2 %)
Incubation* (2.3.75)	95 mn (9h05-10h40	17/166 (10,2 %)	17/70 (24,3 %)
	65 mn (11h20-12h25)	9/50 (18 %)	9/42 (19 %)
Incubation* (7.3.75)	90 mn (16h15-17h45)	14/74 (18,9 %)	14/34 (41,2 %)

Note : L'astérisque (*) désigne les observations effectuées au même nid.

Source : MNHN, Paris

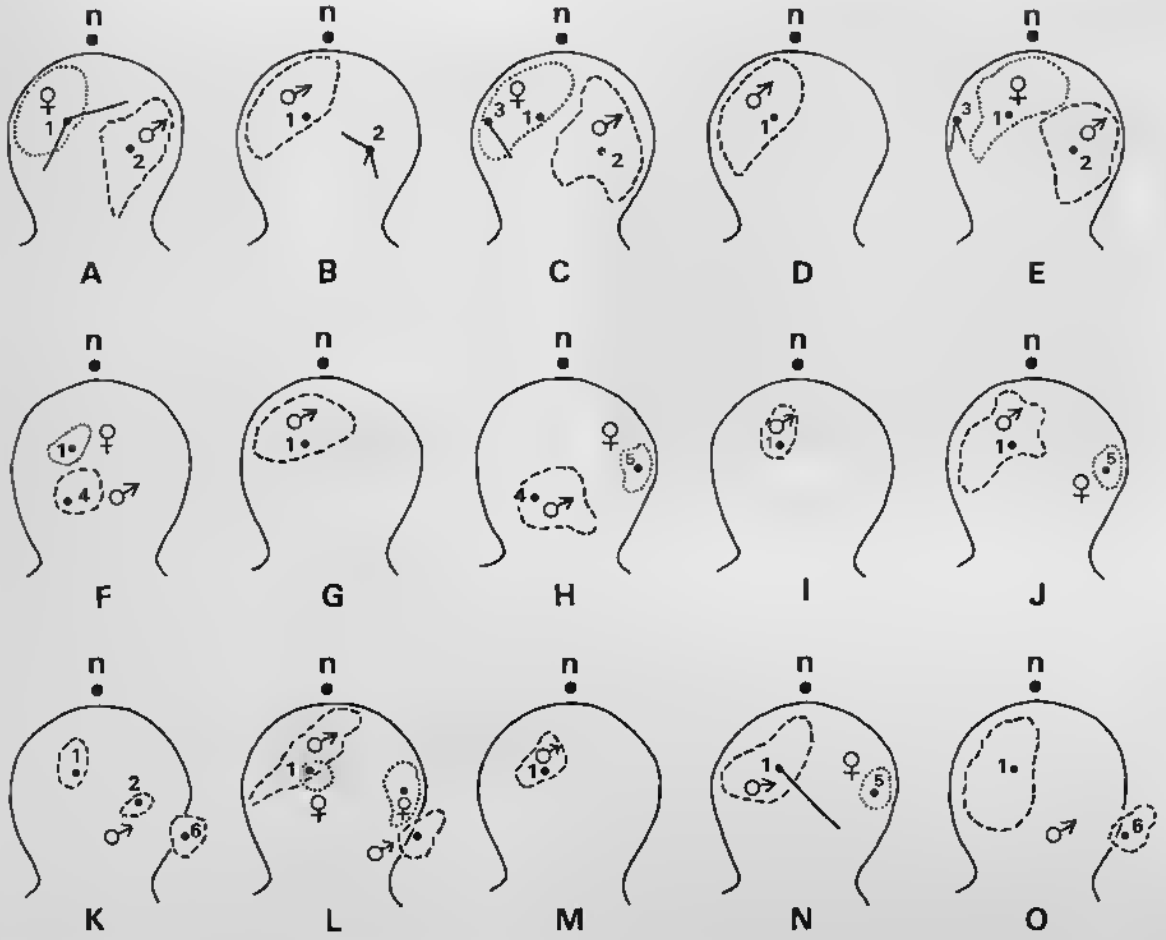


FIG. 36. — Répartition horizontale des zones de chasse des partenaires du couple lors de l'incubation.

n = nid. 1 à 6 = perchoirs.

A-E : le 2 mars (activité matinale intense, cf. fig. 35 A) ; F-O : le 7 mars (activité vespérale réduite, cf. fig. 35 B). Mâle et femelle chassent : A, C, E, F, H, J, L, N. Mâle chasse, femelle couve : B, D, G, I, K, M, O. Le périmètre de la zone exploitée depuis un perchoir donné est matérialisé par des tirets pour le mâle, des pointillés pour la femelle. Les actions de chasse indiquées par un trait continu sont expliquées ci-dessous.

A : 9h42-51, deux chasses du mâle en 1 à l'arrivée de la femelle. B : 9h51-10h05. C : 10h05-11, une chasse du mâle en 3 à l'arrivée de la femelle. D : 10h11-32. E : 10h32-40, deux chasses du mâle en 3. F : 16h12-17. G : 16h17-25. H : 16h25-31. I : 16h31-36. J : 16h36-41. K : 16h41-50. L : 16h50-17h04. M : 17h04-14. N : 17h14-21, une chasse du mâle à longue distance. O : 17h21-45.

direct, moins louvoyant, moins manœuvrier et plus horizontal.

Des observations de ce type rendent compte de l'étroitesse et de la subtilité des liens qui, chez cette espèce, unissent les partenaires du couple.

La femelle tient le nid durant toute la nuit mais, dans la journée, n'incube que pendant 60 % du temps : 59,3 % sur 5 h d'observation à un nid, et 63 % sur 4 h 22 mn de surveillance d'un autre.

Au premier nid, les séquences d'incubation ont duré chacune de 3 à 35 mn ($N = 14$; $\bar{x} = 12{,}6$ mn ; $\sigma = 10{,}13$) et les absences de 3 à 20 mn ($N = 14$; $\bar{x} = 8{,}2$ mn ; $\sigma = 4{,}95$) ; valeurs très voisines de celles obtenues à l'autre nid : phases de couvaison de 1 à 33 mn ($N = 13$; $\bar{x} = 11{,}6$ mn ; $\sigma = 9{,}39$) et délaissements de 1 à 19 mn ($N = 13$; $\bar{x} = 6{,}9$ mn ; $\sigma = 5{,}02$) (fig. 37 B).

Durant l'incubation, qui dure en moyenne 15 jours (une donnée de 14 j, deux de 15 et une de 16), le mâle reste constamment dans le secteur du nid, assurant d'une part le supplément alimentaire mentionné plus haut et, d'autre part, le

Source : MNHN, Paris

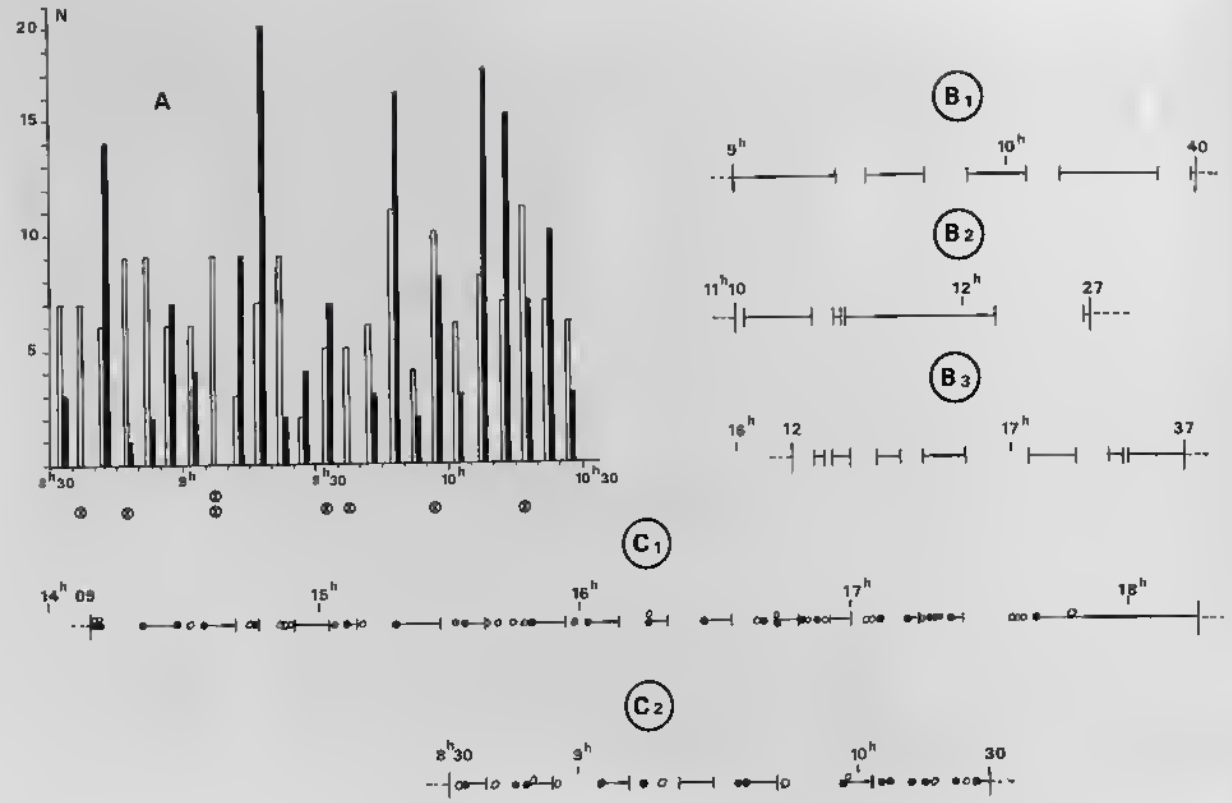


FIG. 37. — Activités de *Muscicapa sethsmithi* au nid.

A. — Activité de chasse durant l'incubation (2 oisillons de 3 jours) ; même légende que fig. 35.
B. — Trois séquences d'observation rendant compte de la durée des phases d'incubation.
C. — Deux séquences d'observation montrant les cadences de nourrissage (en blanc par le mâle, en noir par la femelle) et les périodes durant lesquelles la femelle couvre les jeunes (C1 = 2 oisillons de 2 jours ; C2 = les mêmes le lendemain).

guet pour déceler l'approche d'éventuels prédateurs. C'est lui qui détecte et surveille les rapaces diurnes qui viennent dans le voisinage : il émet alors les cris d'alerte décrits précédemment (fig. 25 A, B) tandis que la femelle quitte précipitamment le nid et alarme à son tour. Nous l'avons vu aussi qui repoussait vivement une famille de souïmangas *Anthreptes seimundi* venue trop près du nid — notamment un jeune qui se posa sur le bord de la coupe. Il volait sur place devant les intrus, bec très largement ouvert, et les poursuivait dans une pirouette accompagnée de claquements des mandibules. À ce propos nous mentionnerons, durant l'élevage des jeunes au nid, la défense véhémente de ce dernier par les deux partenaires du couple contre des bulbuls *Andropadus virens* et surtout *Phyllastrephus icterinus* qui s'apprêtaient à dilacérer la construction.

Les oisillons sont nourris par les deux parents. Durant les trois jours qui suivent l'éclosion, la femelle couvre la nichée par intermittence (fig. 37 C) : 47,6 % des 246 mn d'observation à un nid contenant des jeunes de 2 jours, 31,7 % sur 120 mn le lendemain. Les phases de séjour sur les jeunes sont moitié moindre que lors de l'incubation : durée moyenne de 5,5 mn ($N = 12$, $\sigma = 2{,}41$). Durant tout l'élevage, la femelle passe la nuit avec sa nichée. Chacun des partenaires du couple participe pour la même part au nourrissage des jeunes : 38 apports par le mâle, 36 par la femelle en 366 mn d'observation à un nid contenant deux poussins de 2-3 jours (fig. 37 C) ; 26 par la femelle et 23 par le mâle en 156 mn de surveillance à un autre nid dont les oisillons étaient âgés de 7 jours. Cependant, le mâle, stimulé par les cris (fig. 26 A) et les postures de sollicitation de la femelle, continue à lui délivrer

Source : MNHN, Paris

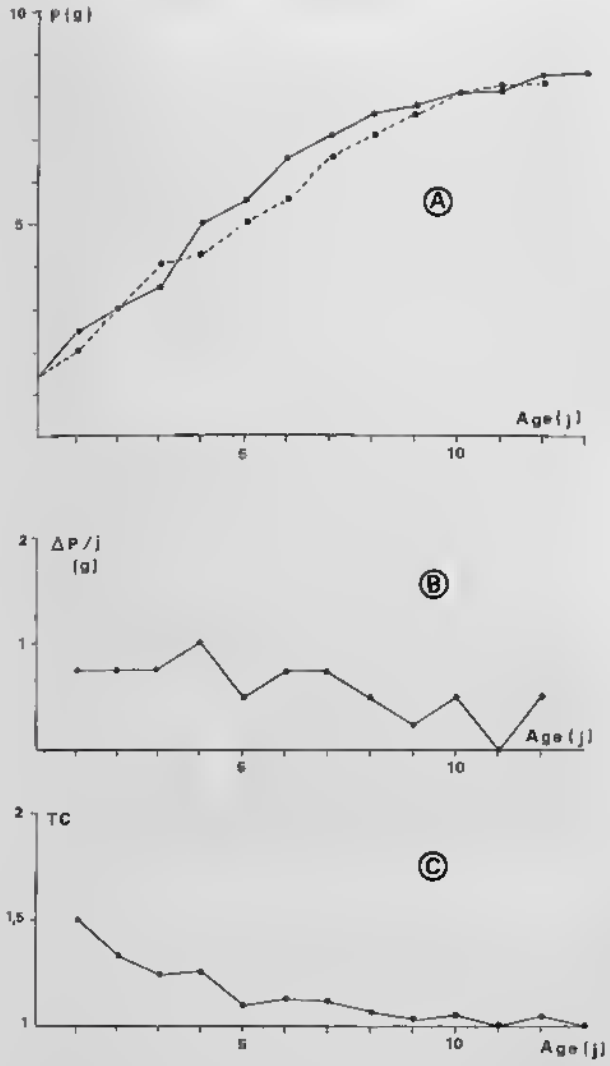


FIG. 38. — Croissance corporelle d'une nichée de *Muscicapa sethsmithi*.

A. — Variation du poids des deux oisillons : poids en grammes, en ordonnée ; âge en jours, en abscisse.

B. — Augmentation quotidienne du poids moyen des oisillons.

C. — Variation du taux moyen de croissance en fonction de l'âge des oisillons.

des béquées. Les informations présentées sur la fig. 35 C et la fig. 37 A montrent que le mâle donne encore au moins 3,7 % de ses proies à la femelle, ce qui représente encore au moins 5 % du total des proies de celle-ci, bien qu'elle ne les consomme toutefois pas toutes car certaines sont redistribuées aux jeunes. Quoi qu'il en soit, durant la reproduction, le mâle fait un gros effort de chasse puisque, lors de l'incubation, il capture en moyenne 70 proies/heure contre 25 par la femelle (250 mn de décomptes) et que, durant l'élevage, ces valeurs montent à 94 pour le mâle contre 70 pour sa partenaire (365 mn d'observation) (cf. fig. 34 et fig. 35).

Il semblerait qu'avec l'âge de la nichée, la cadence des nourrissages augmente : 0,2 par mn pour 2 *pulli* de 2-3 jours, 0,3 par mn pour 2 autres de 7-9 jours. Dans le premier cas, 68 intervalles entre deux nourrissages successifs donnent une valeur moyenne de 4,8 mn (σ = 4,13 ; éventail de 1 à 18 mn) contre 2,8 mn pour 173 dans le second cas (σ = 2,77 ; éventail de 0,5 à 19 mn).

Sur la fig. 38 nous donnons l'évolution pondérale de deux oisillons suivis durant leur développement au nid. Celui-ci dure de 11 à 13 jours, les jeunes prenant leur envol le même jour, ou l'un en fin d'après-midi et l'autre le matin suivant.

Après avoir quitté le nid, les jeunes sont encore activement alimentés par les adultes qui, apparemment, ne prennent pas chacun un oisillon particulier à charge mais s'occupent ensemble des deux qu'ils nourrissent l'un après l'autre. Ils concentrent ainsi les béquées sur un jeune puis passent au suivant.

Nous n'avons qu'une donnée de 64 jours sur la durée de l'élevage hors du nid. Pour deux autres couples, nous avons observé les parents qui nourrissaient encore régulièrement leurs jeunes respectivement 33 et 35 jours après l'envol. Émancipés, les jeunes demeurent dans le territoire des adultes, puis disparaissent dès qu'ils ont effectué leur mue juvénile.

MUE

Comme ceux de *M. cassini*, les jeunes de cette espèce effectuent une mue partielle (plumes de contour) dans le second et le troisième mois suivant leur naissance.

Les adultes changent leurs rémiges, leurs rectrices et une grande partie du petit plumage entre la mi-mars et la mi-mai, durant les pluies. Ceci pourrait expliquer le « creux » de la reproduction à cette époque. On observe toutefois, à longueur d'année, une faible mue des plumes de contour qui, pour chaque couple, s'arrête durant la nidification.

Source : MNHN, Paris

Production et mortalité

Nous avons suivi 19 nids dans lesquels une ponte a été déposée : 11 (58 %) ont donné des jeunes à l'envol. Sur les 8 nids ayant échoué, 6 (soit 31,6 % du nombre initial) ont vu leur ponte détruite et 2 (soit 15,4 % du nombre de nids où l'éclosion a eu lieu) ont perdu leurs jeunes.

À partir du nombre d'œufs pondus (N = 38), le taux d'éclosion est de 63,2 % et celui d'envol de 52,6 % ; le pourcentage de réussite de l'élevage au nid, exprimé par rapport au nombre d'œufs éclos, est alors de 83,3 %.

Les prédateurs des pontes et des nichées n'ont pas été identifiés. Deux des six nids ayant échoué lors de l'incubation ont dû leur insuccès aux intempéries (en l'occurrence de gros orages) : les lianes pendantes qui les supportaient sont tombées. Il est aussi symptomatique que 8 nids dont nous avons observé le début de la construction aient été délaissés, inachevés, à la suite de fortes pluies.

D'après nos données, la production peut donc être estimée à 1 jeune à l'envol par nid. Malheureusement, nous ne sommes pas en mesure d'évaluer la production annuelle réelle par couple.

Dans les trois mois que durait, en moyenne, chacun de nos séjours, nous n'avons jamais observé un couple entreprenant la construction d'un second nid après qu'il eût mené à bien une nichée. Lorsque deux de nos séjours successifs concernaient le même cycle annuel, contrairement à ce que nous avons vu faire par des couples ayant échoué, nous n'avons pas noté de paire ayant réussi une nidification au cours de notre premier séjour, qui en entreprenait une autre durant le second.

En une occasion, à la mi-février, nous avons constaté une ponte de remplacement, après l'échec de la première : nid commencé 4 jours plus tard, ponte déposée 10 jours après la destruction de la précédente. Nous avons également observé la construction d'un nouveau nid un 8 mars après que l'autre eût été jeté bas par une tornade le 27 février : l'ébauche fut toutefois abandonnée, apparemment parce que la mue des adultes s'était déclenchée.

Quant à la longévité des adultes, nous ne pouvons que mentionner un couple dont les partenaires avaient été bagués en juin 1971 et qui étaient encore présents en août 1976.

MUSCICAPA EPULATA

Comparativement à son équivalent forestier, cet oiseau des formations secondaires n'a fait l'objet, de notre part, que d'observations fragmentaires. Toutefois, les données recueillies constituent tout de même un certain apport à la connaissance de la biologie de cette espèce sur laquelle la littérature est quasi muette.

Unité sociale

Nos informations suggèrent, pour cet oiseau, une vie en couple dont les membres seraient appariés selon un système monogame. Si les liens entre les partenaires nous ont souvent paru étroits (moins toutefois que chez *sethsmithi*), nous avons, à plusieurs reprises, observé des individus isolés, très mobiles et qui, à vue, nous parurent indiscernables des adultes. Compte tenu de la grande instabilité des milieux habités par cet oiseau, les cantonnements ne sont pas définitifs et, faute d'avoir pu suivre des sujets bagués, nous ne nous prononcerons pas sur la pérennité des appariements.

Territorialité

Contrairement à son équivalent forestier, cette espèce répartit plus uniformément ses activités quotidiennes sur l'ensemble de son domaine vital : les localisations sur de petites surfaces apparaissent beaucoup plus temporaires. Nous sommes tentés d'établir, toujours par comparai-

Source : MNHN, Paris

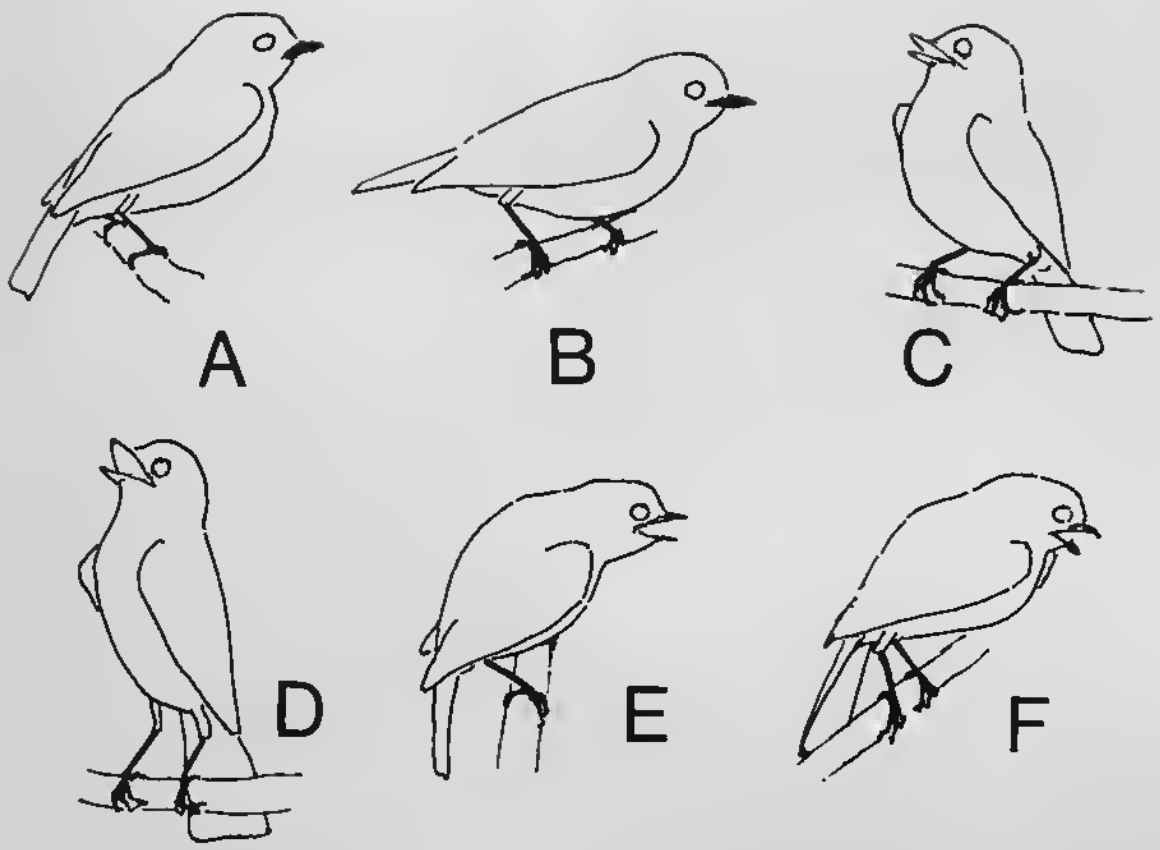


FIG. 39. — Comportement du mâle *Muscicapa epulata* à la repasse de ses cris et chants (voir texte). A et B : recherche de l'intrus ; C : posture d'intimidation ; D, E et F : attitudes de menace.

son avec *sethsmithi*, un lien entre le caractère peu loquace de notre oiseau et sa grande mobilité dans l'exploitation du terrain. En raison de l'ouverture du milieu, les contacts entre les partenaires paraissent plus volontiers visuels qu'auditifs. Sans doute en va-t-il aussi de même dans les rapports entre congénères. Les déplacements réguliers sur l'ensemble du domaine faciliteraient le repérage visuel des intrus, de sorte que les tenants du territoire n'auraient pas besoin de maintenir continuellement — ou presque — un système de communication acoustique à distance comme cela s'observe chez *sethsmithi*, et ceci d'autant plus que la densité de l'espèce est, somme toute, très faible.

Nous n'avons pas observé de conflits territoriaux, aussi ne pouvons-nous rien dire du comportement de l'espèce dans ces circonstances. Nous avons toutefois rediffusé son chant à un mâle qui, avec sa femelle, nourrissait un jeune hors du nid. Nous avons en fait commencé par diffuser au mâle ses propres cris, ce qui l'a immédiatement amené à effectuer de rapides sautillements latéraux et de brusques pivotements sur le perchoir, dans les postures A puis B de la fig. 39. Ce comportement fut suivi de l'émission d'un chant que nous pensons pouvoir qualifier de proclamation territoriale. L'oiseau chantait dans l'attitude C de la fig. 39, posture intimidatrice marquée par une augmentation du volume corporel, par gonflement du plumage et décollement des poignets. En enregistrant et rediffusant les séquences de chants, nous avons ainsi amené l'oiseau à se rapprocher de plus en plus de nous, dans des postures de plus en plus agressives : successivement D (avec des sautillements latéraux sur le perchoir et aussi des sauts verticaux, accompagnés de vigoureux vrombisse-

Source : MNHN, Paris

ments des ailes), E et F de la fig. 39 où les ailes, écartées du corps, sont maintenues tombantes, les rectrices à demi étalées, et le bec toujours ouvert, montrant son intérieur jaune vif. Nous remarquerons d'ailleurs ici que, dans toutes les postures de la fig. 39, l'oiseau met bien en évidence la tache blanche caractéristique de la gorge, encadrée par le gris du menton et de la poitrine, et qui présente un tracé irrégulier dans sa partie inférieure. Nous préciserons aussi qu'au moment où le mâle, dans la posture D (fig. 39), se rapprochait de la source d'émission des chants, la femelle est venue le rejoindre, mais il l'a repoussée en se plaçant horizontalement et en claquant du bec, dirigé vers elle. Elle l'a esquivé en détournant la tête sur le côté, puis en se livrant à des actions de chasse à vide contre un tronc. Le mâle s'est vite calmé en montrant toutefois des activités de substitution (toilette corporelle et simulâcres de vols de chasse). Pour l'anecdote, nous ajouterons avoir attiré le mâle sous le magnétophone qui diffusait les chants et que, accroupi, nous tenions sur nos genoux et ce en dépit d'une douzaine d'enfants gabonais regroupés à 3-4 m derrière nous et qui, en riant, suivaient la scène en la commentant avec force, paroles et gestes. Nous insisterons aussi sur la grande similitude entre ces comportements agonistiques et ceux de *M. sethsmithi* et de *M. cassini.*

Vocalisations

La littérature apparaît muette à ce sujet. Bien que fragmentaire, le matériel que nous avons recueilli permet quand même de présenter quelques caractéristiques des sons émis par cette espèce.

Cris du jeune (fig. 40 A-E)

Nous présentons les sonogrammes des cris émis par un jeune, vraisemblablement sorti du nid depuis une douzaine de jours, et que les parents nourrissent encore activement. Affamé, l'oisillon émet, en série rapide, des cris unitaires glissés et descendants (fig. 40 A), ceci sur un rythme assez régulier : chaque cri, d'une durée moyenne de 33 ms, est suivi d'un silence de 350 ms. Depuis un maximum de 11 300 Hz, la fréquence décroît jusqu'à 8 750 Hz d'une part et 7 950 Hz d'autre part : chaque note est en fait constituée de deux sons simultanés dont les attaques sont superposées mais les finales divergentes (cf. les tracés B en filtre étroit).

À l'approche de l'adulte, qu'il soit ou non porteur de la becquée, le jeune émet, sur un rythme très irrégulier, des cris plus graves (fig. 40 C et D), simples variantes des précédents, d'une durée moyenne de 40 ms et d'une fréquence modulée entre 9 450 et 6 750 Hz d'une part, et entre 9 450 et 7 100 Hz d'autre part, en raison de la double tonalité des notes.

Cris des adultes (fig. 40 D et E)

Nous présentons les cris émis tant par le même mâle (2e cri de D et F) que par la femelle (1er cri de D) alors qu'ils chassent pour nourrir leur jeune. En rediffusant ces cris, nous avons provoqué le chant du mâle et les réactions territoriales décrites plus haut. Si les notes sont unitaires (durée moyenne de 27,5 ms), elles résultent néanmoins de l'émission simultanée de deux sons indépendants (ainsi sur E, note un peu saturée à l'enregistrement, apparaissent le différentiel et l'additionnel). Le premier est modulé en fréquence entre 7 300 et 6 500 Hz, le second entre 8 500 et 7 200 Hz.

En F est présenté le sonogramme d'un cri binaire émis en vol par un mâle entraînant sa femelle dans un long déplacement à travers son territoire. La première note, d'une durée de 207 ms est modulée entre 8 720 et 7 930 Hz, la seconde, de 60 ms, varie de 9 000 à 8 125 Hz.

Le chant

Nous ne l'avons entendu que de la part d'un mâle qui, avec sa femelle, nourrissait un jeune. Spontanément, le chant était irrégulièrement émis dans le courant de la matinée, quand l'activité de chasse se ralentissait, et en fin d'après-midi, quand les oiseaux circulaient beaucoup sur leur territoire. Ce chant spontané apparaît, à l'oreille, comme une succession de motifs plus ou moins longs, sur un tempo et un rythme irréguliers, d'où l'impression d'un débit haché mais rapide de notes pures très aiguës. Durant les repasses, ce chant devient plus continu, les motifs plus longs et les répétitions beaucoup plus évidentes. Dans les circonstances où nous l'avons entendu, ce chant avait manifestement la signification d'une proclamation et d'une défense territoriales.

Source : MNHN, Paris

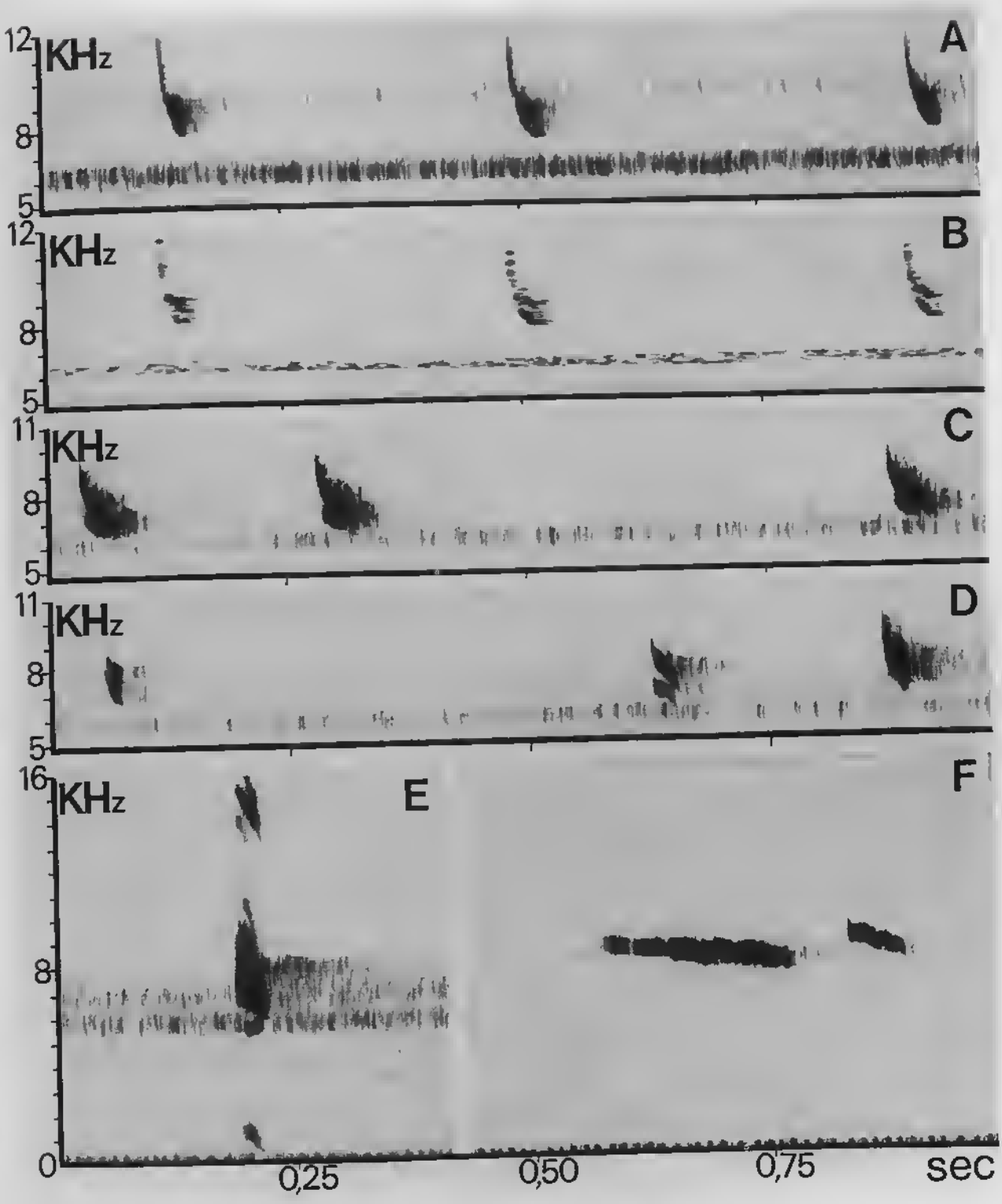


FIG. 40. — Cris de *Muscicapa epulata*.

Jeune sorti du nid depuis peu (A-E) ; femelle (1er cri de D) et mâle (2e cri de D et F). A = B, le premier est analysé en wide (150 Hz), le second en narrow (45 Hz).

Source : MNHN, Paris

Nous avons analysé quelques séquences spontanées (cf. fig. 41) et d'autres — dont les enregistrements étaient de bonne qualité — après des expériences de rediffusion, quand l'oiseau retrouvait son calme (figures 42, 43 et 44).

La fig. 45 fournit quelques caractéristiques des chants analysés. La gamme des fréquences utilisées va de 3 à 14 KHz, mais on remarquera une concentration entre 6 et 9 KHz, le mode se situant entre 6 et 7 KHz. Les notes ont une durée moyenne de 55,4 ms (N = 193 ; σ = 56,07) et les intervalles entre elles, d'attaque à attaque, présentent une valeur moyenne de 218,2 ms (N = 187 ; σ = 184,27).

Nous pouvons aussi indiquer que les séquences durent de 4 à 12 secondes, que l'énergie acoustique n'est produite que pendant 25,4 % du temps de la séquence (21,4 à 32,8 % pour les 5 séquences analysées).

Le caractère réitératif (peut-être un peu exagéré ici par les rediffusions ?) de certaines notes, et aussi de motifs, est important puisque sur les 193 notes analysées, 147 (76,2 %) sont des répétitions des 46 autres.

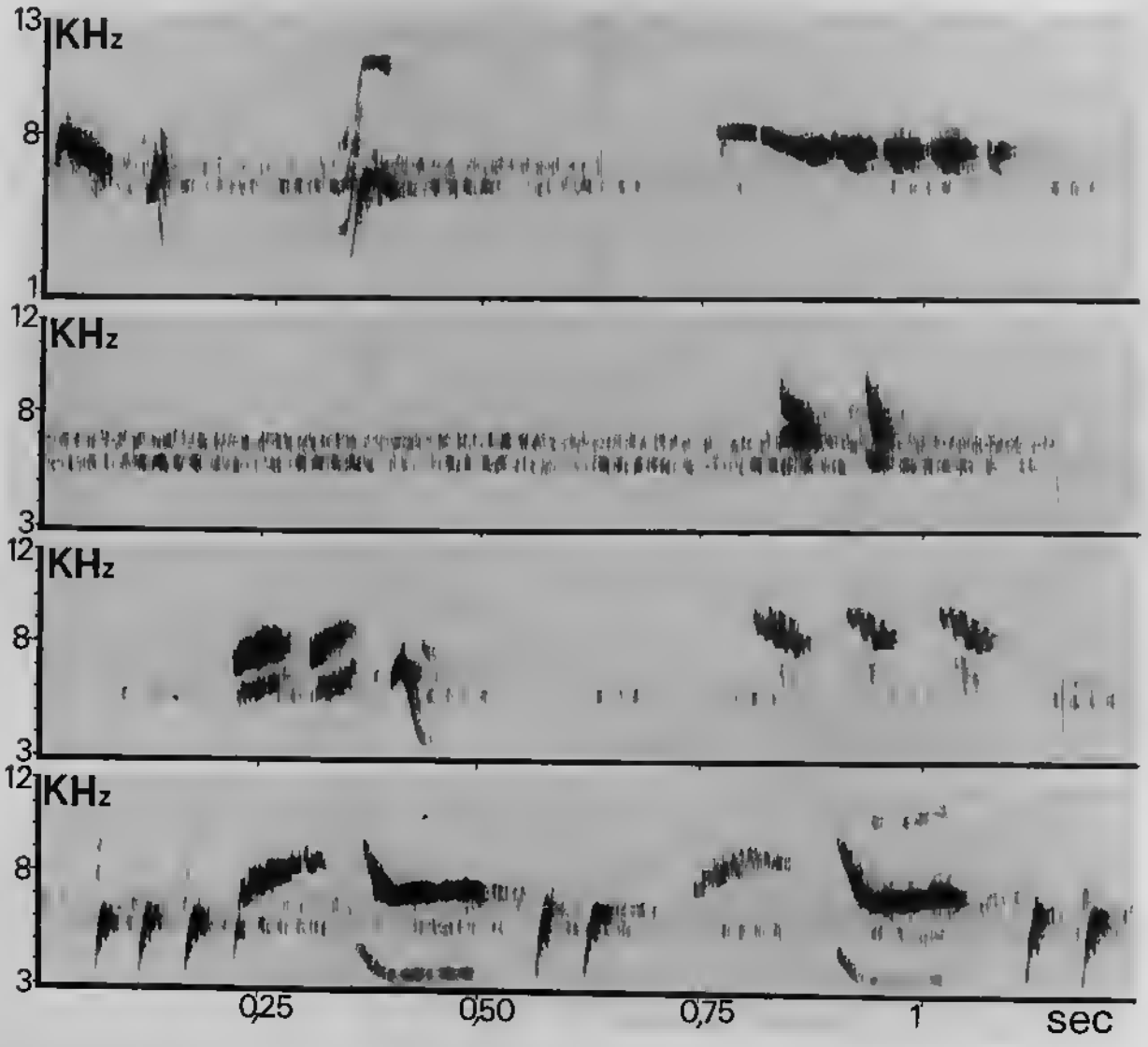


FIG. 41. — Chant de *Muscicapa epulata*.
(émission spontanée).

Source : MNHN, Paris

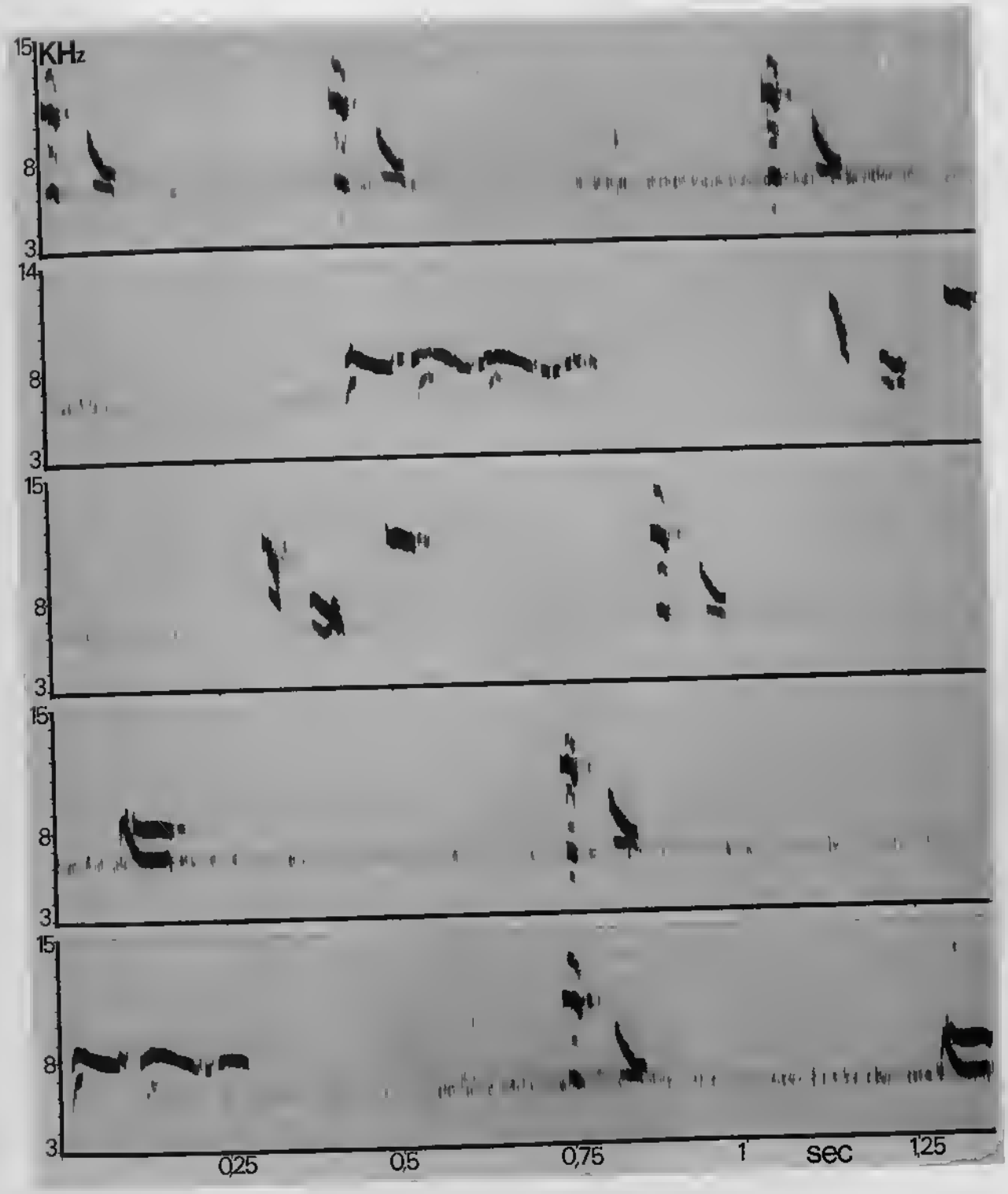


FIG. 42. — Chant de *Muscicapa epulata*.
(après diffusion du chant spontané).

Source : MNHN, Paris

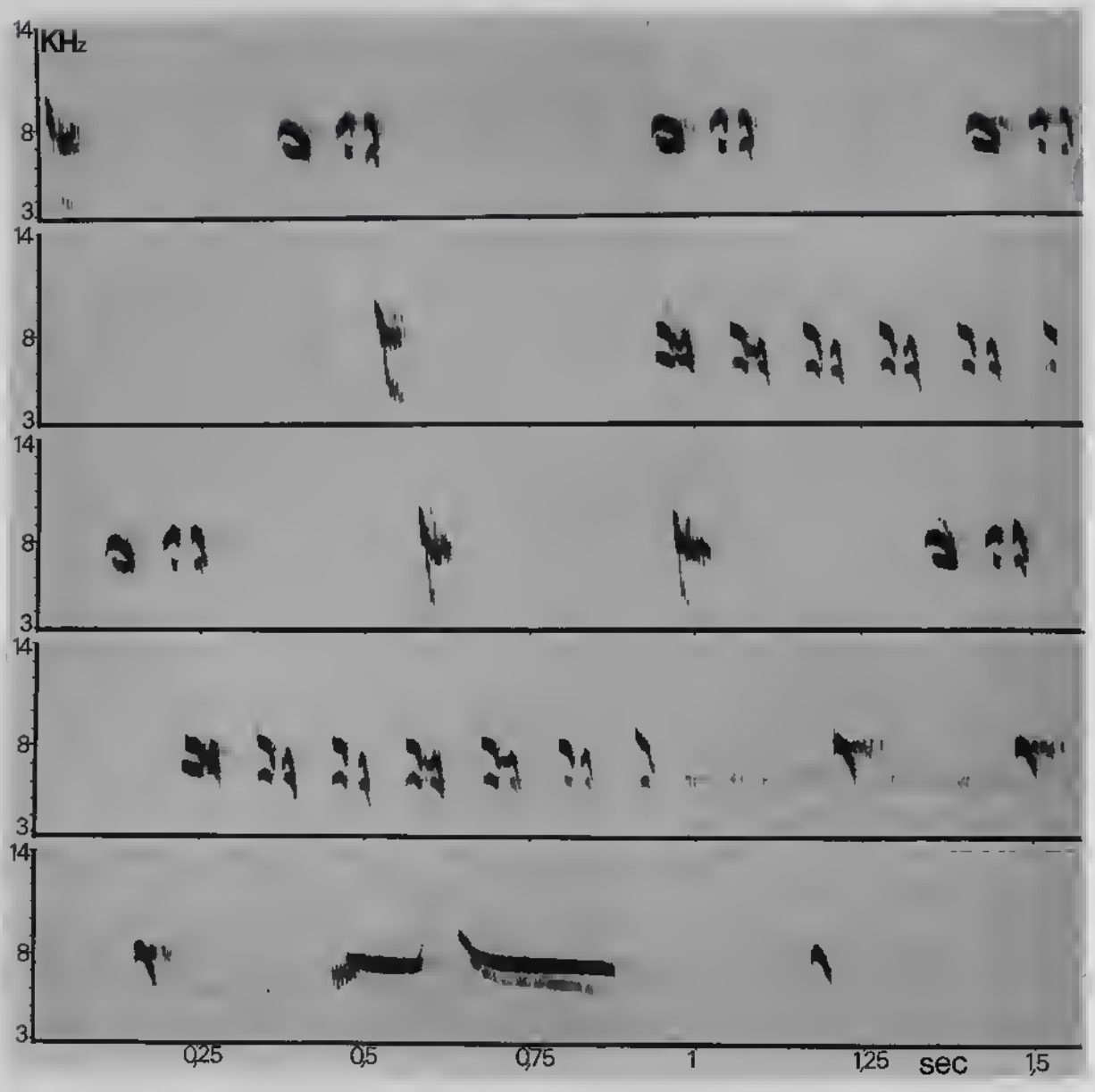


FIG. 43. — Chant de *Muscicapa epulata*.
(après diffusion du chant spontané).

Source : MNHN, Paris

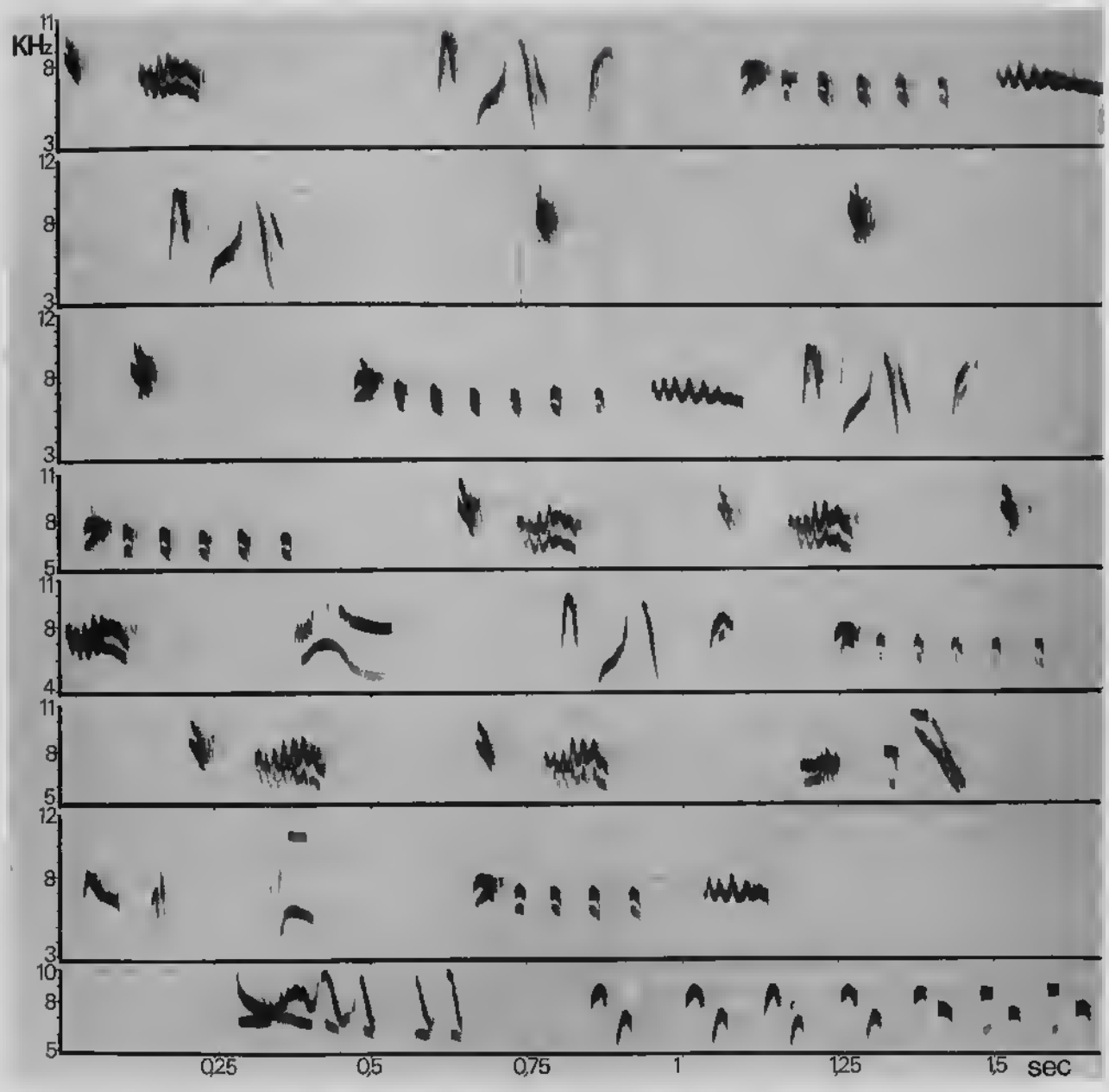


FIG. 44. — Chant de *Muscicapa epulata*.
(après diffusion du chant spontané).

Source : MNHN, Paris

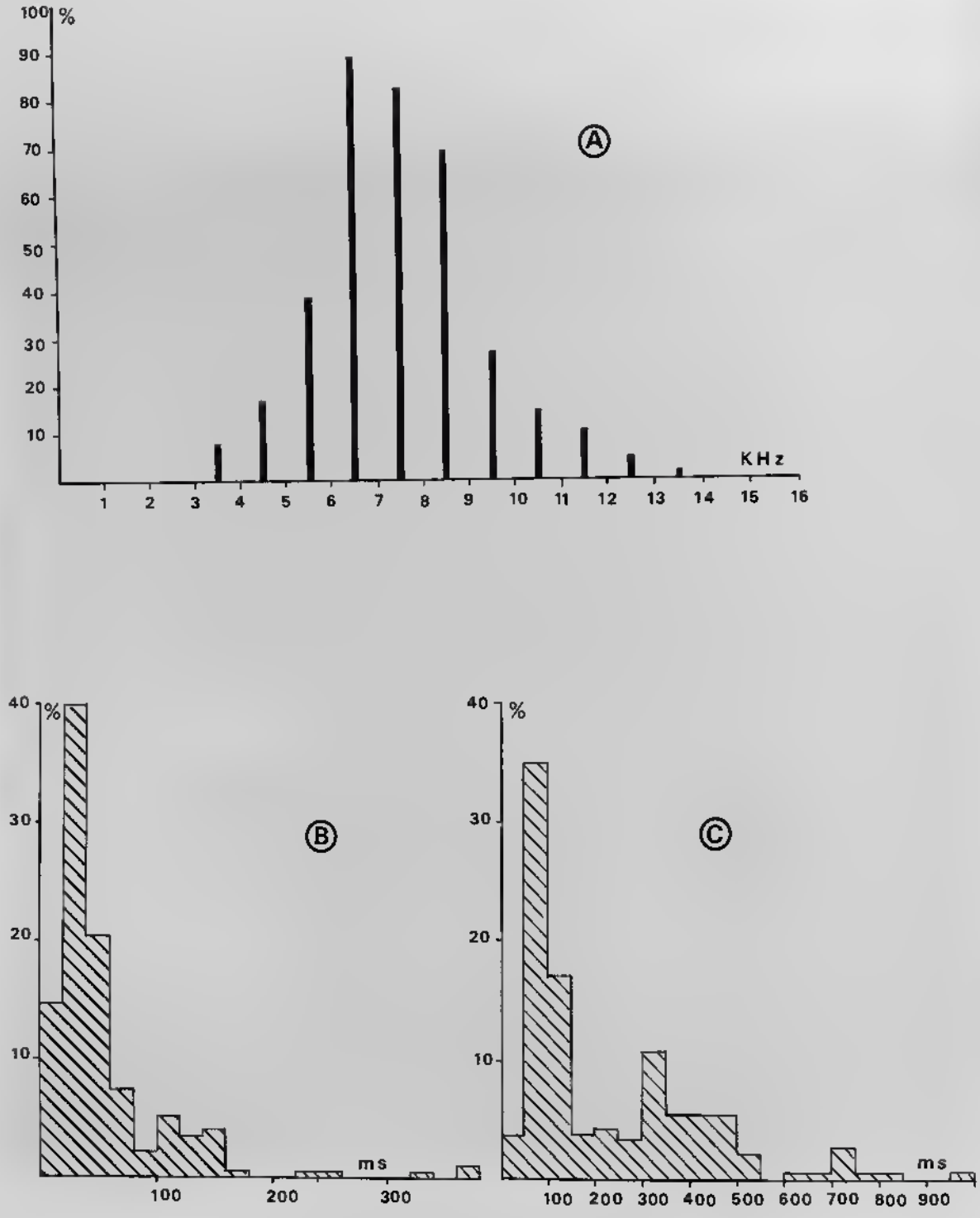


FIG. 45. — Paramètres physiques du chant de *Muscicapa epulata*.
A. — Gamme des fréquences utilisées.
B. — Durée des notes.
C. — Durée des intervalles entre notes successives (de l'attaque d'une note à celle de la suivante).

Source : MNHN, Paris

L'utilisation de la double tonalité (émission simultanée de deux sons indépendants) apparaît particuliérement fréquente chez cette espéce aussi, puisque sur les 46 notes de base analysées, 24 (52,2 %) la présentent.

On remarquera aussi la pauvreté du chant en notes vibrées. Les notes sont, en effet, parfois sifflées mais souvent gazouillées, et toujours modulées en fréquence de maniére simple. À signaler également le peu d'harmoniques.

La remarquable diversité des notes et des motifs suggére que, chez cette espéce, la reconnaissance spécifique s'appuierait vraisemblablement sur les découpages temporels plutôt que sur des figures acoustiques particuliéres.

Nous nous devons cependant de spécifier que ces caractéristiques s'appliquent au chant d'un seul individu et ne peuvent sans doute pas être intégralement transposées á l'espéce, mais elles apparaissent quand même utilisables pour de prudentes comparaisons interspécifiques.

Nidification

Nous n'avons obtenu que 3 indications sur l'époque de reproduction de ce gobe-mouche dans le nord-est du Gabon. Une femelle avec un œuf dans l'oviducte nous a été apportée le 25 octobre 1973 par l'un de nos collecteurs. Nous avons observé, le 15 janvier 1975, un nid dans lequel la femelle paraissait couver, et enfin, les 26 et 27 février 1977, le couple qui nourrissait un jeune hors du nid et que nous avons signalé plus haut. Bien que ces dates soient trés insuffisantes pour caractériser la période de reproduction, il est tout de même intéressant de constater qu'elles concernent la premiére saison des pluies et la petite saison sèche.

La littérature ne fournit guére comme autres informations sur cette espéce et dans d'autres pays, que les notes de Bates qui, dans le sud du Cameroun, n'a trouvé que des nids avec des jeunes : apparemment 2 en mars, 1 en avril et 1 en juillet (Bates, 1909, 1911, 1936 ; Sharpe, 1904), c'est-á-dire trois mentions en fin de saison séche — début des pluies et une durant celles-ci.

Les nids décrits par Bates (*loc. cit.*) se sont avérés être de forte dimension par rapport á la taille de l'oiseau. Ils étaient composés de mousse séche, de feuilles mortes, de petites et minces brindilles, et de lichens, le tout empilé en une structure lâche mais liée avec des toiles d'araignées. La coupe interne, de faible diamétre, était constituée par des fibres végétales trés fines, disposées de maniére serrée et soignée, comme dans les nids des *Terpsiphone*. Bates (1936) insiste sur le fait que les nids sont régulièrement installés dans ceux des araignées sociales ; ils sont placés dans les paquets de feuilles mortes et autres débris végétaux accumulés dans les toiles de ces arthropodes coloniaux. Personnellement, nous avons maintes fois cherché, en vain, dans de tels emplacements. Le seul nid que nous ayons vu, mais que nous n'avons malheureusement pas pu atteindre (ni même suivre, á cause de son éloignement de notre lieu de résidence) correspondait — du moins par son aspect extérieur — á la description de Bates. Il était édifié dans une sorte de niche, dans un ancien « nid » de chenilles processionnaires qui pendait aux feuillages d'une liane, entre deux grands arbres, á 18 m de hauteur.

Les œufs demeurent non décrits. Toutefois, celui qui se trouvait dans l'oviducte de la femelle collectée le 25 octobre, mais qui fut cassé lors de la capture, nous parut très réminiscent de celui de *M. sethsmithi*, tant par sa coloration que par ses dimensions. Le nombre d'œufs que comprend la ponte reste á déterminer. L'examen de l'ovaire de la femelle du 25 octobre suggére une ponte de 2 œufs. Bates a toujours noté 2 poussins dans les nids qu'il a inspectés.

La durée de l'incubation et celle de l'élevage des jeunes au nid, ou hors de celui-ci, demeurent inconnues, de même que les comportements des adultes durant toute cette période. La trop courte observation — interrompue par de grosses pluies — effectuée au nid que nous avons trouvé, nous fait supposer que seule la femelle couverait ; le mâle resterait au voisinage et nourrirait sa partenaire, irrégulièrement quand elle est sur le nid, mais plus régulièrement quand elle le quitte pour chasser. Les durées des phases de couvaison et de chasse nous ont paru correspondre à celles notées pour *M. sethsmithi*.

Nous avons observé durant une matinée et un aprés-midi le couple qui nourrissait un jeune hors du nid. Nous avons déterminé que ce dernier recevait, en moyenne, 8 becquées par quart d'heure. Il s'en voyait fournir six par le mâle pour une de la femelle. Manifestement, le mâle dirigeait les activités du groupe familial. C'est lui qui partait en reconnaissance dans un

Source : MNHN, Paris

nouveau secteur de chasse, puis il revenait près de ses partenaires. Il émettait alors des séries de cris unitaires (cf. fig. 40 E) tandis que, excité, il pivotait latéralement sur son perchoir, ouvrant et fermant de manière nerveuse et rapide les pointes de ses ailes, adoptant la posture B de la fig. 39. Le jeune se rapprochait de lui en pépiant, accompagné de la femelle qui papillonnait autour de lui, puis tous trois partaient vers la nouvelle zone de chasse, entraînés par le mâle. Nous signalerons aussi le remarquable effet stimulant des cris du jeune sur l'intensité de la chasse des adultes. Par ailleurs, à plusieurs reprises, le mâle fut observé nourrissant la femelle, sans que celle-ci redistribuât les proies au jeune.

La question des taux de production et de mortalité reste entière.

Mue

Nous n'avons trouvé aucune trace de mue sur des spécimens adultes collectés durant les mois de juillet, août et octobre. En revanche, ceux de mars et d'avril montraient tous une mue complète : selon un mode centrifuge pour les rémiges primaires et les rectrices, centripète pour les rémiges secondaires. Apparemment nous retrouvons, chez cette espèce, le schéma d'une mue généralisée durant la grande saison des pluies. Il est symptomatique que le seul spécimen sud-camerounais en mue que nous ayons examiné, datait d'un 13 août, dans la seconde moitié de la période pluvieuse.

MUSCICAPA OLIVASCENS

Comme nous l'avons déjà souligné (Erard, 1987), la littérature est remarquablement pauvre en données biologiques sur cette espèce. En raison de sa faible densité et de la difficulté de son observation, nous-mêmes n'avons pu recueillir que des informations fragmentaires mais suffisamment nouvelles pour être mentionnées ici.

Unité sociale

À l'évidence, le couple est constitué selon un système d'appariement monogame ; nous ne pouvons malheureusement pas nous prononcer sur la pérennité de sa formation, faute d'avoir suivi des individus bagués. Comme pour les précédents *Muscicapa* locaux, nous avons eu l'impression qu'il existait des liens étroits entre les partenaires, ce qui nous fait présumer un fort degré de fidélité des membres des couples entre eux.

Territorialité

Ainsi que nous l'avons déjà précisé (Erard, 1987), cet oiseau circule beaucoup dans la voûte forestière et ne se cantonne guère pendant de longues périodes sur des surfaces restreintes. Nous pensons qu'il parcourt ainsi, chaque jour, toute la superficie de son domaine vital, cependant, nous n'oserions l'affirmer, faute d'avoir pu suivre, durant des temps suffisamment longs, les oiseaux que nous avons observés. Néanmoins, certains secteurs de 1 à 4 ha apparaissent privilégiés en ce sens que, de jour en jour, on y retrouve régulièrement l'espèce (pour ne pas dire les mêmes individus puisque nous ne les avons pas bagués).

M. olivascens est, comme les autres *Muscicapa*, actif à longueur de journée, quelle que soit la saison. Les partenaires du couple demeurent constamment en contact, souvent à vue, lorsqu'ils évoluent à quelques mètres de distance l'un de l'autre, mais le plus fréquemment se signalent par leurs vocalisations (cf. la subdivision suivante).

Nous n'avons jamais assisté à des rencontres entre paires voisines, ni même entre individus dépourvus de liens sociaux. Toutefois, quand un couple circule sur son domaine vital, le mâle émet régulièrement un motif dont seule la dernière note, étirée et modulée (fig. 48 A-E), porte à distance. Ce motif nous parut constituer le chant de proclamation territoriale. De fait, sa

Source : MNHN, Paris

rediffusion provoque, chez le mâle, des réactions de recherche de l'intrus et des postures d'intimidation (avec mise en évidence de la gorge blanche) analogues à celles que nous avons décrites pour *M. epulata*. Faute d'avoir diffusé les sons dans la voûte, nous n'avons provoqué que des réactions atténuées et incomplètes, mais qui indiquent néanmoins que cette espèce défend bien un territoire.

Vocalisations

La littérature est évidemment muette à ce sujet. Bien que très fragmentaires, les données que nous avons pu obtenir nous permettent cependant de présenter les principaux types de sons émis par ce gobe-mouche.

Cris divers émis par les adultes

Nous présentons, sur la fig. 46 A, un cri que nous pouvons qualifier d'inquiétude, ou d'alerte atténuée ; il fut émis par un mâle devant un observateur immobile qu'il n'avait pas détecté et dont il se rapprochait. Ce cri, accompagnant un très court vol de fuite, dans la direction opposée, fut suivi d'un comportement de surveillance active. L'oiseau adoptait alors des postures fort réminiscentes de celles que nous avons figurées pour *M. cassini* (fig. 9 B et D). Le sonogramme met en évidence l'attaque très diffuse et les battements d'ailes qui accompagnent ce cri qui, d'une durée de 215 ms, voit sa fréquence descendre de 9 590 à 8 880 Hz.

Les cris B et C (fig. 46) expriment une plus vive inquiétude que le précédent. Ils étaient émis par les deux partenaires d'un couple, en réaction aux cris d'alarme d'une paire de *Dicrurus atripennis* et à ceux d'autres oiseaux qui venaient de détecter un rapace qui circulait dans le sous-bois. Il s'agit d'un cri sifflé, modulé en amplitude, d'une durée de 440 à 470 ms, descendant (il commence entre 9 200 et 9 350 Hz et s'achève entre 7 550 et 8 300 Hz). B montre un cri enregistré dans de bonnes conditions, C en représente un autre qui l'a été de loin et qui révèle qu'en dépit des déformations qu'il subit à travers les feuillages, le cri conserve les caractéristiques de temps et de fréquence qui lui assurent sa forme acoustique.

En D et E (fig. 46), est illustrée une autre vocalisation émise par le mâle qui passe juste au-dessus d'un observateur qui se déplace. Ce cri est émis en vol ; l'oiseau fuit, cette fois, à une plus grande distance : une douzaine de mètres contre deux ou trois dans les circonstances du cri A (fig. 46). Il s'agit d'une courte série de notes pulsées (130-160 ms), parfois suivie d'un claquement (D). Les notes varient de 15 à 25 ms, séparées par des silences de 25 à 37 ms. L'énergie est répartie entre 3 500 et 9 200 Hz, sur les harmoniques d'ordre 3 et 4 d'un son dont la fréquence fondamentale culmine, selon les notes, entre 2 100 et 2 300 Hz.

Les sonogrammes de la fig. 46 (F-H) et de la fig. 47 (A-H) concernent des cris qui assurent le contact entre les partenaires alors qu'ils chassent, tout en circulant activement dans la voûte ou dans le haut du sous-bois. On remarquera la grande similitude que présentent entre eux ces cris dont la durée ne varie que de 30 à 60 ms (ainsi, les 28 notes illustrées ont une durée moyenne de 45,7 ms, avec un écart-type de 11,01 ms) et qui montrent tous le même type de modulation de fréquence, ainsi qu'une concentration de l'énergie entre 7,5 et 10 KHz, surtout entre 8 et 9 KHz.

F et G (fig. 46) illustrent des notes isolées, irrégulièrement émises par des mâles (deux individus différents) qui chassent à une dizaine de mètres de leurs partenaires, dans les feuillages de la voûte. Si F ne montre pas de structure en harmoniques, il apparaît en revanche que, sur G, l'énergie est concentrée sur les harmoniques d'ordre 4 et 5.

H (fig. 46), cri binaire, était la plus fréquente vocalisation du mâle qui émettait G (fig. 46), et ceci dans les mêmes conditions. Les notes sont plus aiguës que dans le cri unitaire et l'harmonique d'ordre 6 y apparaît.

En A et B (fig. 47) sont figurés deux cris (un binaire et un trinaire) de la femelle de l'individu qui émettait F (fig. 46). Ces cris apparaissaient dans les mêmes circonstances que les précédents mais, toutefois, sans que les partenaires réagissent systématiquement par des échanges de phonoréponses. Le fait que ces cris soient émis par l'oiseau en mouvement, durant la chasse, est attesté par la présence de bruissements d'ailes sur les tracés.

C (fig. 47) montre un motif de 4 notes que le mâle émet de temps en temps et auquel répond, toujours par le cri D (fig. 47), la femelle qui est

Source : MNHN, Paris

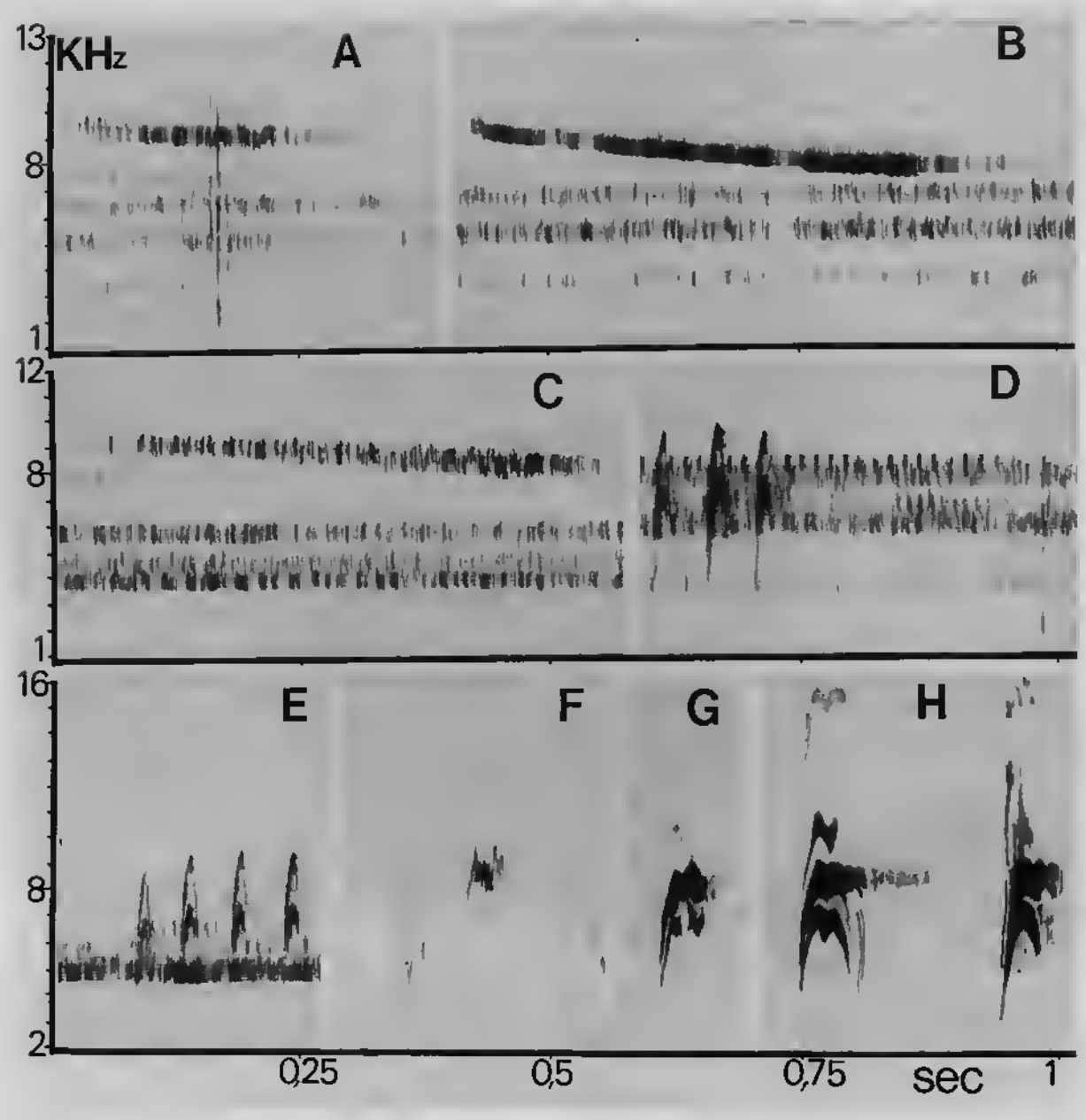


FIG. 46. — Cris de *Muscicapa olivascens*.
A : inquiétude ; B-C : alerte ; D-E : fuite ; F-H : contact entre partenaires.

dans la voûte, une douzaine de mètres au-dessus de son partenaire.

Souvent, en venant près de sa partenaire, le mâle émet un court gazouillis auquel celle-ci répond par un bref motif plus nasillard. En E (fig. 47), nous présentons l'un de ces cris qui fut émis en vol par un mâle, un peu avant qu'il se pose face à sa femelle. Cette dernière l'accueillit en se tournant vers lui, bec entrouvert, dans l'attitude de *M. cassini* illustrée sur la fig. 8 B. Dès qu'il fut posé, elle tourna rapidement la tête dans la direction opposée, tout en reprenant la posture de repos qu'elle avait auparavant. Sur ce sonogramme E (fig. 47), on remarquera la

Source : MNHN, Paris

double tonalité de la seconde note. F (fig. 47) représente l'une des réponses de la femelle : le timbre particulier est dû au fait que l'énergie est concentrée sur les harmoniques d'ordre 4 et 5.

G et H (fig. 47) illustrent les motifs émis par deux mâles différents qui chassaient isolément. Chacun accueillait par un cri rythmique sa femelle quand celle-ci se montrait dans son secteur et, aussitôt, il s'empressait d'aller près d'elle.

Il est regrettable que nous n'ayons pas été en mesure d'enregistrer suffisamment d'individus différents pour rechercher d'éventuelles caractéristiques individuelles dans ces cris de contact entre les partenaires des couples.

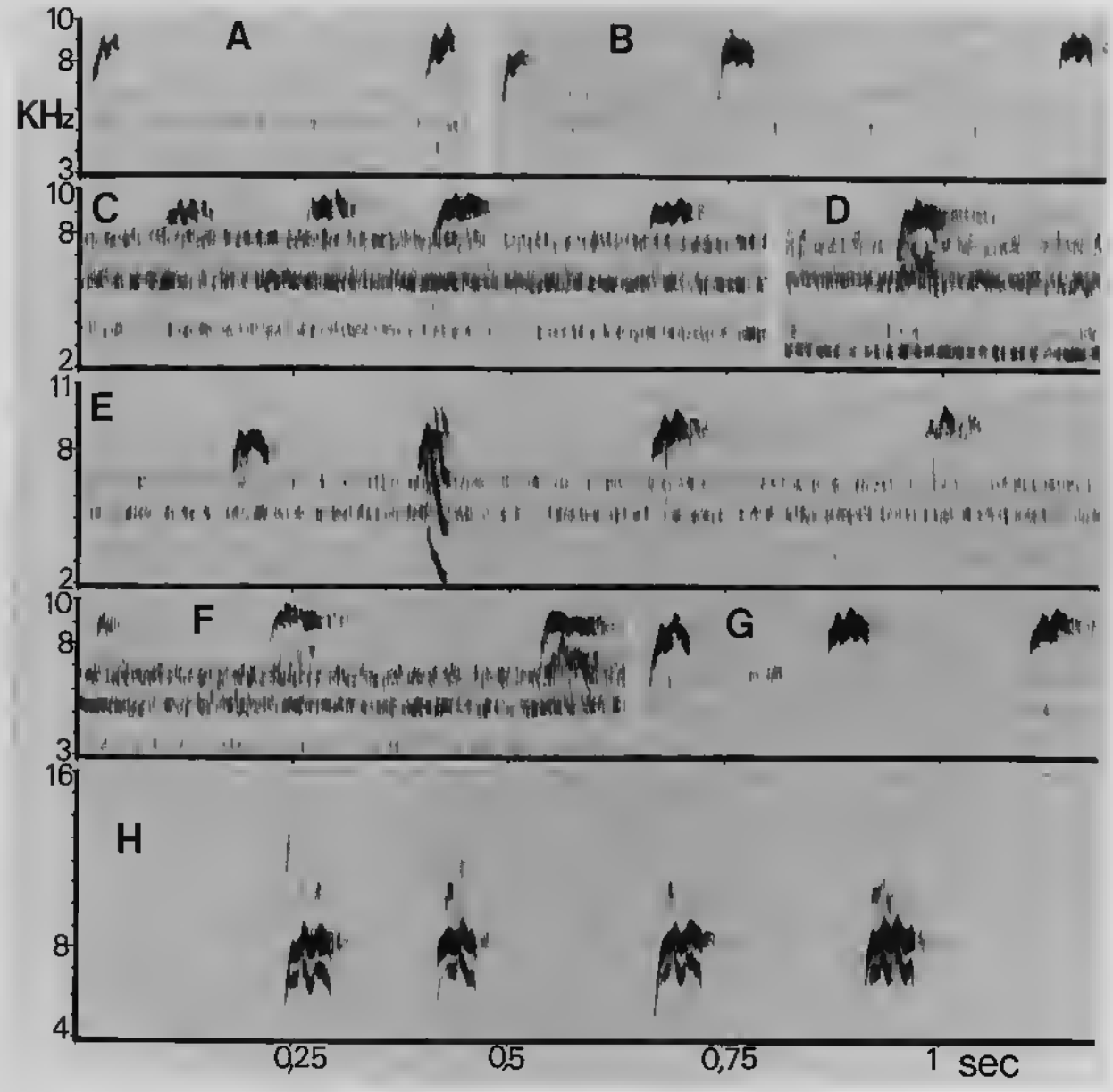


FIG. 47. — Cris de *Muscicapa olivascens*.

A-B : cris de femelle ; C : motif émis par le mâle ; D : réponse de la femelle à C ; E : cri émis par le mâle approchant la femelle ; F : réponse de la femelle ; G et H : cris de mâles accueillant leur femelle.

Source : MNHN, Paris

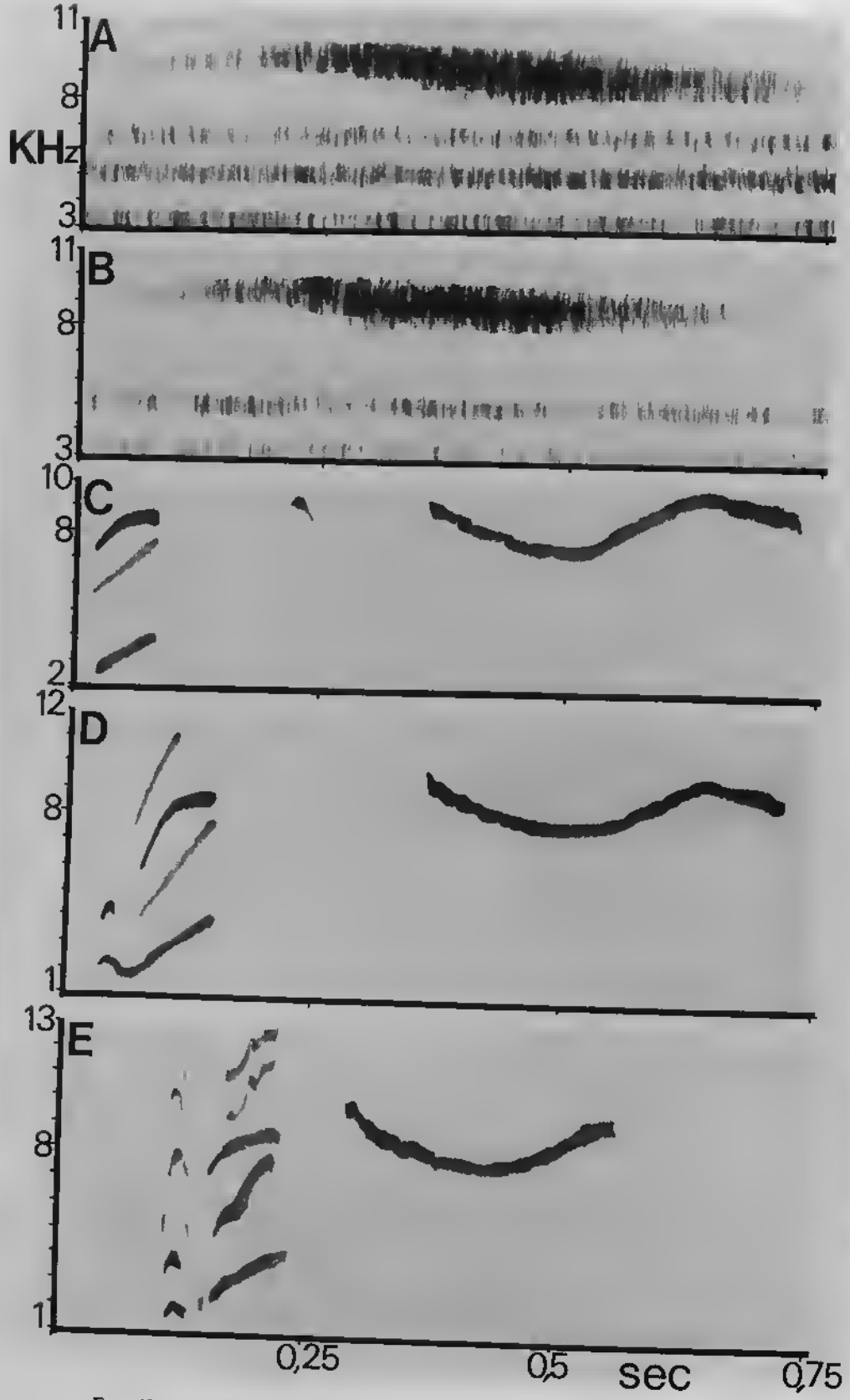


FIG. 48. — Chants de proclamation territoriale de *Muscicapa olivascens*. (A et B concernent un mâle différent de C, D et E).

Source : MNHN, Paris

Chants de proclamation territoriale

Ainsi que nous l'avons expliqué plus haut, nous pensons que la proclamation territoriale s'effectue à l'aide d'un motif (ou d'une seule note longue) que le mâle répète à intervalles de 2 à 4 secondes, durant une demi à plus d'une minute. Nous donnons deux exemples (deux individus différents) en A-B et C-E (fig. 48), en montrant, notamment en C, D et E, la variabilité individuelle. Les notes émises par l'un des mâles (A-B) durent de 530 à 590 ms et sont modulées entre 9 000 et 8 400 Hz. L'autre mâle (C-E) émet une première note de 70 à 120 ms que la modulation d'amplitude rend parfois binaire, dont le fondamental est modulé entre 1 500 et 4 000 Hz, et dont les harmoniques d'ordre 2, 4 et même 5 sont renforcées. Simultanément, est émis un autre son, ascendant de 7 à 9 KHz et qui, par exemple en E, donne lieu à l'apparition d'un additionnel. La seconde note est un sifflement de 270 à 370 ms, modulé en amplitude et, en fréquence, entre 7 250-7 500 Hz et 9 500-9 750 Hz.

Chant de cour (fig. 49 et 50)

Nous appelons ainsi le chant qu'un mâle émettait près de sa femelle, sans toutefois se livrer à des parades posturales particulières. Nous n'avons malheureusement pu enregistrer que le chant d'un seul individu. Les principales caractéristiques de ce chant sont données sur la fig. 51. Les notes durent en moyenne 61,1 ms ($N = 59$; $\sigma = 71{,}87$) et les intervalles 238,7 ms ($N = 55$; $\sigma = 194{,}51$). Les fréquences des 59 notes analysées couvrent une large gamme de 1 à 12 KHz, mais montrent un pic entre 2 et 5 KHz, donc une utilisation plus marquée des tons graves par rapport aux *Muscicapa* dont nous avons parlé dans les pages précédentes.

On remarquera la forte proportion de notes vibrées et de bruits blancs, ainsi que le grand nombre d'harmoniques.

Sur les 59 notes analysées, qui proviennent toutes d'un chant spontané, 36 (61 %) sont la répétition des autres.

Les séquences sont de durée très variable (de 1,2 à 7 secondes, cf. les tracés A et B de la fig. 49 et ceux de la fig. 50), tout comme les silences qui les séparent (de quelques secondes à plusieurs dizaines). L'énergie acoustique n'apparaît produite que durant 26,7 % du temps (18,2 à 32,1 % pour les 4 séquences analysées).

Nidification

Dans la littérature, seul Bates (1911) mentionne avoir, dans le sud du Cameroun, collecté une femelle « breeding » en décembre et une autre avec un œuf dans l'oviducte en octobre. Au Gabon, les seuls éléments que nous ayons recueillis et qui suggèrent la reproduction sont : un jeune en mue, nourri par un adulte, le 1er mars 1974 (ponte en janvier ?) ; des tentatives d'accouplement le 21 février 1975 ; des transports de matériaux le 25 février 1975, par un couple accompagné d'un jeune apparemment émancipé, ou du moins que les parents ne nourrissent plus ; un mâle donnant régulièrement des proies à sa femelle le 19 août 1976 ; enfin, des comportements de construction du nid le 17 juin 1981. La reproduction pourrait donc bien avoir lieu selon un calendrier très réminiscent de celui de *M. sethsmithi* qui habite le même milieu.

Le nid, la ponte et les comportements relatifs à la reproduction demeurent inconnus. Cependant, nous pouvons préciser que, d'après les deux observations qu'il nous a été donné de faire d'oiseaux construisant, le site de nidification pourrait bien être constitué par les paquets de feuilles mortes entassées dans les nids d'araignées sociales, occupés ou anciens, et qui pendent dans les extrémités des feuillages, à 12 m de haut dans un cas, à 18 m dans l'autre. Dans les deux circonstances, la femelle apportait des fibres végétales qu'elle déposait sur ces amas de feuilles et autres détritus végétaux où elle façonnait manifestement une coupe, en relevant l'arrière-train, en imprimant des mouvements de la poitrine par des pivotements latéraux du corps, tout en entrouvrant les rectrices et les ailes. Le mâle accompagnait sa partenaire, la nourrissant de temps à autre ; il venait même se percher près d'elle et triturer du bec des petites brindilles décomposées qui entraient, apparemment, dans l'assise du nid. Quand ils se rejoignaient, le mâle et la femelle émettaient des cris du type de ceux illustrés par les sonogrammes E à H de la fig. 47. Ces observations demeurèrent sans lendemain.

Nous préciserons également notre observation du 21.2.1975. Le mâle nourrissait de temps en temps sa femelle qui chassait pour son propre

Source : MNHN, Paris

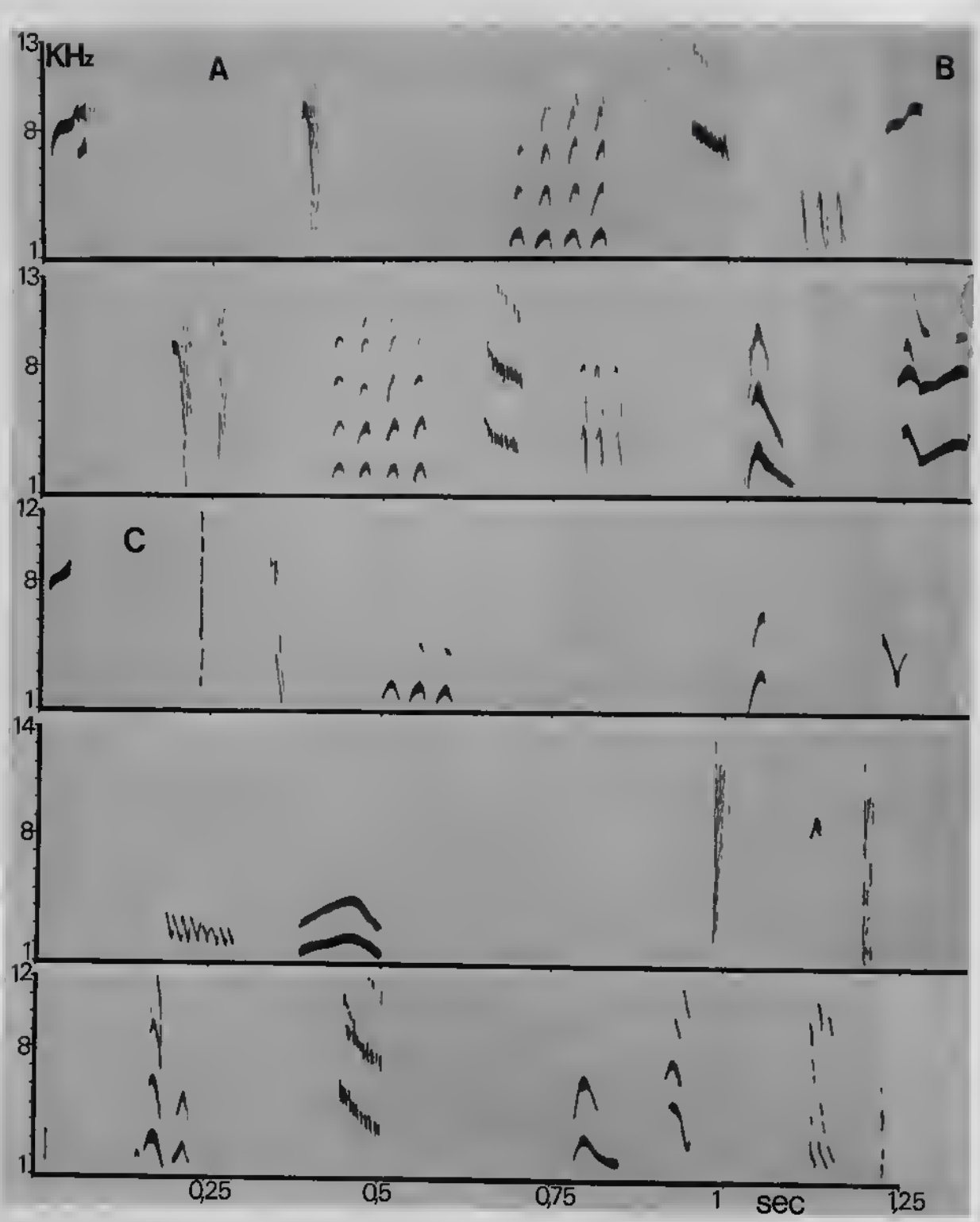


FIG. 49. — Chant de cour de *Muscicapa olivascens*.
(A, B et C : trois séquences différentes émises par le même individu).

Source : MNHN, Paris

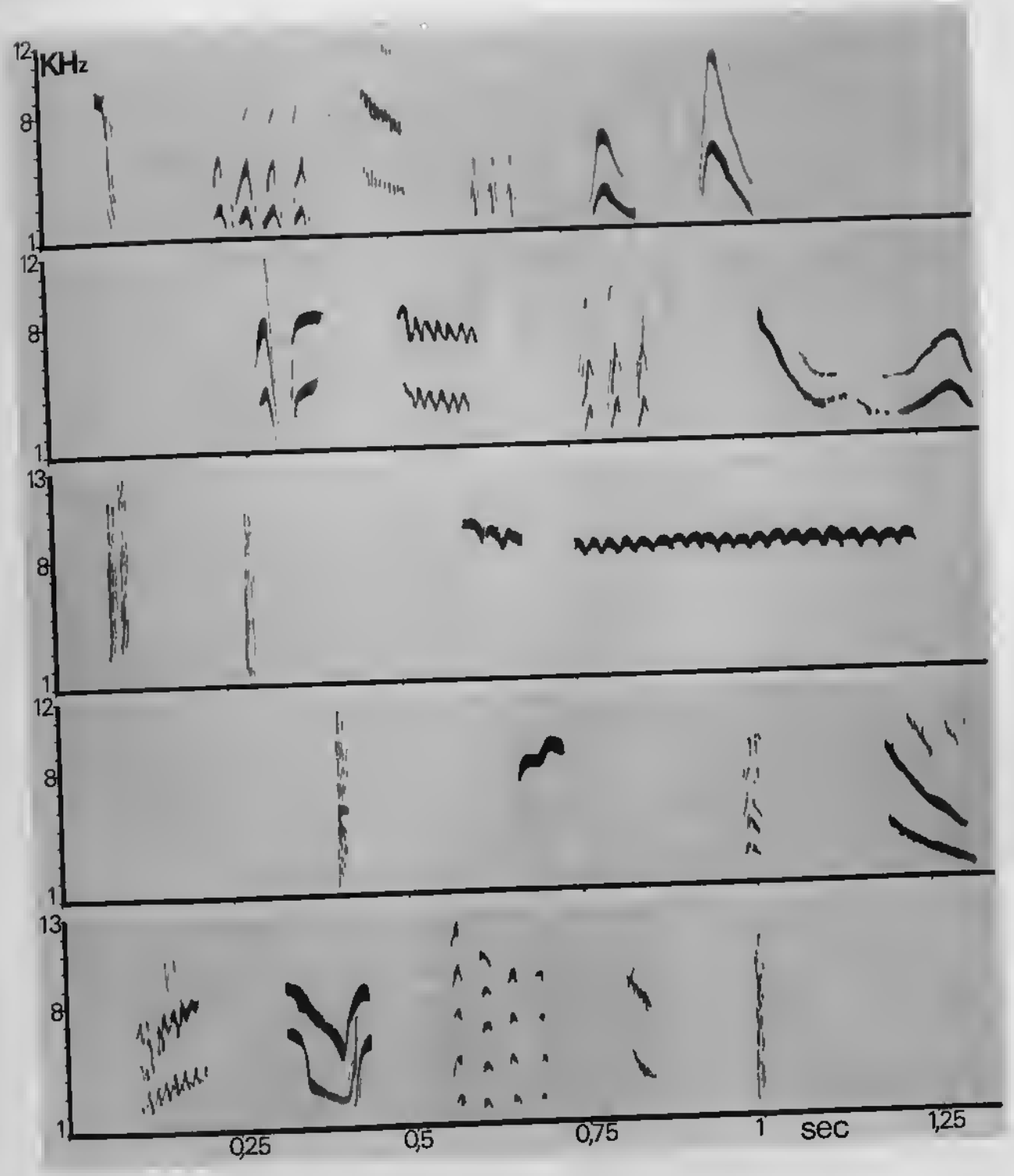


FIG. 50. — Chant de cour de *Muscicapa olivascens*.

Source : MNHN, Paris

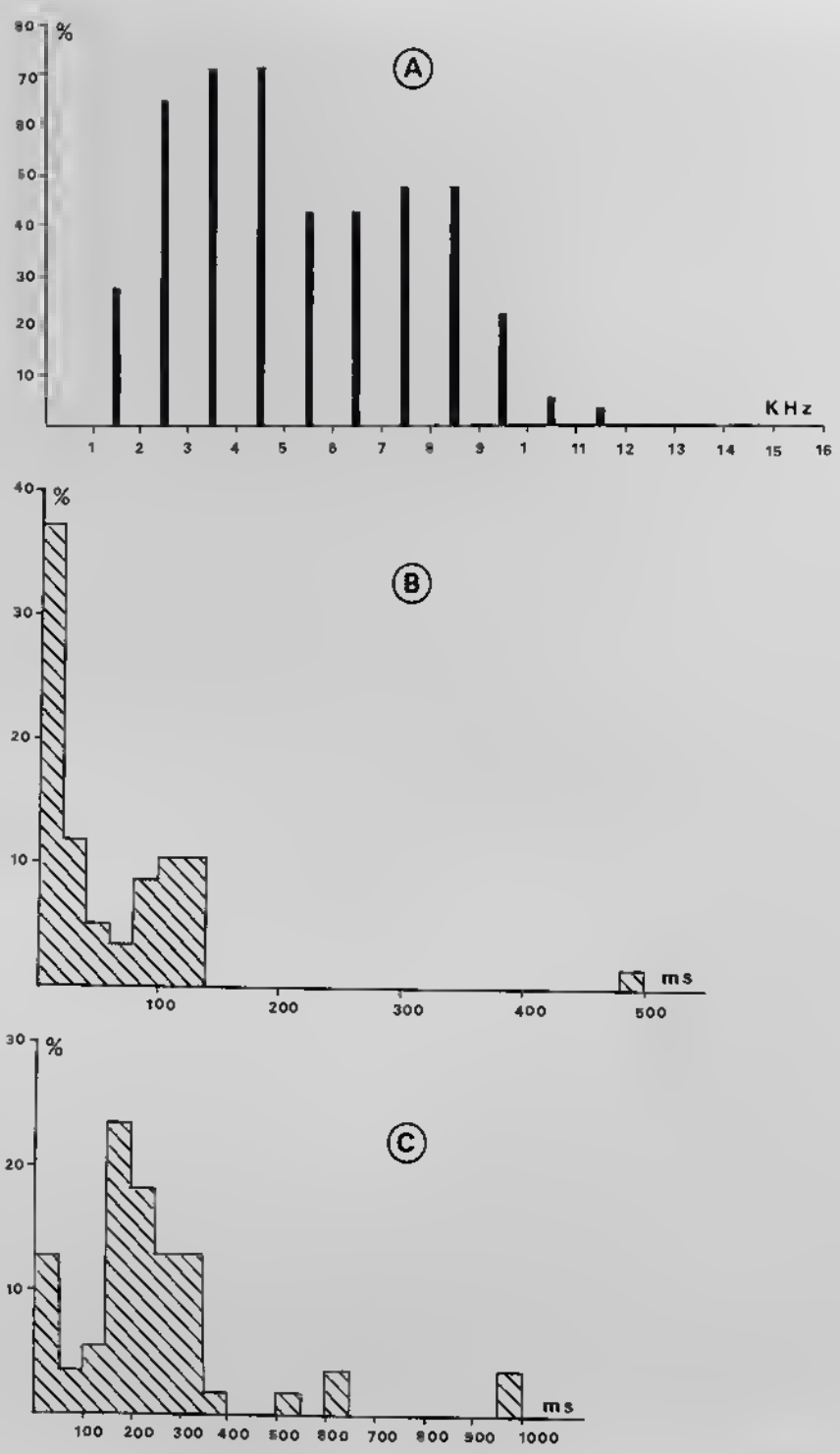


FIG. 51. — Paramétres physiques du chant de *Muscicapa olivascens*.
A. — Fréquences utilisées (en KHz).
B. — Durée des notes (en ms).
C. — Durée des intervalles entre notes successives (en ms).

Source : MNHN, Paris

compte. À plusieurs reprises, en voletant au-dessus d'elle, il a tenté de copuler avec sa partenaire qui se tenait dans la posture de chasse classique des *Muscicapa*. Comme elle ne semblait pas disposée à accepter l'accouplement, il sautillait dans les branches, en passant à chaque fois devant elle. De cette manière, il se trouvait face à elle, pratiquement contre elle, et lui touchait le bec du sien, dans une offrande alimentaire symbolique. Mais la femelle, détournant la tête ou changeant de perchoir, se dérobait toujours. Finalement, les oiseaux disparurent dans la voûte.

Mue

Nos observations suggèrent une pleine mue — complète — en mars-avril pour les adultes. En mars 1974, nous avons aussi suivi un couple dont le jeune effectuait une mue partielle : les rémiges et les rectrices du plumage juvénile furent conservées. Nous préciserons que les deux spécimens collectés par P. C. Rougeot (1957), en juillet et août, ne présentaient aucune trace de mue.

MUSCICAPA CAERULESCENS

En dépit de sa répartition assez vaste en Afrique, cette espèce n'a fait l'objet que de rares notes précises sur sa biologie. Ces informations anecdotiques sont, selon une habitude malheureusement trop répandue, reprises inconditionnellement, quand elles ne sont pas déformées, dans les ouvrages d'ensemble, ce qui laisse ainsi croire à la généralité des faits observés. Nous ferons donc état de nos données, en dépit de leur caractère très fragmentaire.

Unité sociale

Les oiseaux cantonnés le sont toujours par couples, la monogamie paraissant de règle, et les liens entre partenaires semblent étroits. Des individus isolés — adultes non appariés et immatures, ces derniers reconnaissables à leurs couvertures alaires tachetées — s'observent de-ci de-là, mais ne paraissent pas fixés.

Territorialité

Continuellement actifs, ces gobe-mouches exploitent ou, du moins, visitent chaque jour, l'ensemble de leur domaine. Ils ne restent jamais bien longtemps (sauf peut-être durant la nidification) cantonnés sur de petites surfaces : ils vont manifestement d'un endroit riche en insectes volants à un autre ; les distances parcourues sont importantes, ne serait-ce qu'en raison même du fort degré d'ouverture du milieu fréquenté.

Nous n'avons pas assisté à des rencontres entre tenants de territoires voisins, mais à celles opposant des oiseaux cantonnés à des individus mobiles. Les conflits se passant relativement haut dans les grands arbres dominant les zones cultivées, nos 9 observations furent effectuées dans des conditions difficiles et demeurent peu précises. Néanmoins, nous avons pu constater que la défense territoriale est le fait du mâle, sa partenaire montre cependant une certaine agitation, mais ne se livre à aucune poursuite agressive. Généralement, le tenant du territoire se contente de lancer des cris monosyllabiques (du type F, fig. 52), en se mettant bien en évidence sur un perchoir dégagé, et en adoptant des attitudes analogues à celles décrites pour *M. cassini* (fig. 8 E et F) où les marques faciales sont accentuées. Quand l'intrus se rapproche, le mâle prend alors une posture fort semblable à celles de *M. cassini* (fig. 48 C) ou de *M. epulata* (fig. 39 E), tout en émettant un court chant précipité, que nous n'avons malheureusement pas pu enregistrer, apparemment du même type que celui illustré par la fig. 52 G.

Manifestement, comme pour les autres espèces traitées plus haut, cette territorialité s'exerce tout au long de l'année. Cependant, nous préciserons ne jamais avoir vu des oiseaux en poursuivre d'autres sur de longues distances. Devant les manifestations du mâle, les intrus se sont

Source : MNHN, Paris

toujours empressés de quitter les lieux et de disparaître à plusieurs dizaines de mètres, voire même bien au-delà quand le secteur était particulièrement ouvert.

Vocalisations

La littérature fournit surtout des onomatopées. Chapin (1953) cite Benson qui mentionne un « twit-it-tweet » accentué sur la première syllabe, tandis que McLachlan et Liversidge (1970) font état d'un « tsip tsip tsip tsip tse tslipsip » sifflé, sautillant, non musical, et d'un « zayt » rauque. Concordantes avec ces descriptions et transcriptions sont les données de Marchant (1952) qui compare les cris de cette espèce, par leur tonalité, à ceux des chauves-souris. Les meilleures informations sont fournies par Maclean (1985). Cet auteur amplifie les indications de McLachlan & Liversidge (*op. cit.*) en donnant, certes, pratiquement les mêmes onomatopées du chant et du cri, mais en ajoutant un « pit pit pit pit » (3 ou 4 syllabes) dont la tonalité, aiguë au départ, s'abaisse progressivement, en même temps que décroît l'intensité des notes. Maclean publie aussi un sonogramme du chant.

Nous présentons sur la fig. 52 les sonogrammes des quelques vocalisations que nous avons pu enregistrer.

— A et B illustrent ce qui nous a semblé être des cris d'alarme émis par la femelle (A) et par le mâle (B) d'un couple réagissant au déplacement d'un *Accipiter castanilius* en lisière de forêt, à une soixantaine de mètres de là, et qui détermina d'ailleurs de vives réactions de la part d'un groupement plurispécifique d'insectivores. En émettant ces cris, les oiseaux montraient la même agitation que celle que nous avons décrite plus haut, dans les mêmes circonstances, à propos de *M. sethsmithi*. Le cri de la femelle apparaît nettement plus court que celui du mâle (250 contre 420 ms) pour une modulation de la fréquence sensiblement identique (de 9 000 à 7 300 Hz pour la femelle, de 9 000 à 7 000 Hz pour le mâle).

— C présente le cri émis par un mâle qui, accompagné de sa femelle, circule en lisière de défrichement, et qui passe près d'une association d'insectivores très excités autour d'une nappe de fourmis, où *Andropadus latirostris* et *Phyllastrephus icterinus* émettent des cris de harcèlement, vraisemblablement à l'encontre d'un serpent débusqué par les magnans. Ce cri est tout à fait comparable à B, bien que légèrement plus court et moins aigu en attaque.

— En D, figurent les cris des deux partenaires du couple. Le mâle émet les trois cris marqués 1, la femelle ceux indiqués 2. Il s'agit là d'un couple (le même qu'en A et B) dont les partenaires chassent à 10 m l'un de l'autre. Le mâle va rejoindre sa conjointe en émettant ce motif de trois notes brèves (30 à 70 ms) dont la première est, en fait, constituée de deux sons indépendants (3 965 et 4 760 Hz) dont on voit, sur le sonogramme, une harmonique et l'additionnel. La seconde note est modulée en fréquence entre 6 180 et 3 800 Hz et montre une harmonique. La troisième apparaît, elle aussi, à double tonalité : une composante à 6 660 Hz et une autre à 7 210 Hz. Cette dernière note subit toutefois un effet de masquage, par le cri bisyllabique que la femelle lance à l'arrivée d'une ronde très agitée. Les deux notes composant ce cri rappellent beaucoup A, bien que légèrement plus courtes (150 et 140 ms) et plus resserrées en fréquence (entre 9 240 et 7 570 Hz).

— En E, sont représentés deux cris de contact : le premier est émis par le mâle, le second par la femelle, les deux oiseaux chassant à 5 m l'un de l'autre. Le premier cri est un bref glissando descendant (45 ms, 7 135 à 3 570 Hz), l'autre est un gazouillis pulsé (61 ms, modulé entre 3 490 et 6 500 Hz). On remarquera, surtout pour le premier, des indications d'harmoniques, d'où un timbre un peu nasal.

— En F, le premier cri est émis par le mâle quand un troisième individu se rapproche du couple : un immature qui paraît bien être le jeune, émancipé, mais qui reste sur le territoire familial et qui, à distance, suit les déplacements de ses parents. Ce cri est très fort, bref (67 ms), pourvu d'une attaque rapide, passant de 3 800 à 8 720 Hz, pour se terminer par un glissando descendant, modulé jusqu'à 6 660 Hz. La femelle émet le second cri qui est, en fait, identique à celui représenté en D, et elle change aussitôt de perchoir pour se mettre dans des feuillages (bruits d'ailes visibles sur le sonogramme).

— En G, figure le petit chant lancé par le mâle qui poursuit, dans un court vol en feuille morte, le troisième individu mentionné ci-dessus et qui s'est encore rapproché ; ainsi, il le force à main-

Source : MNHN, Paris

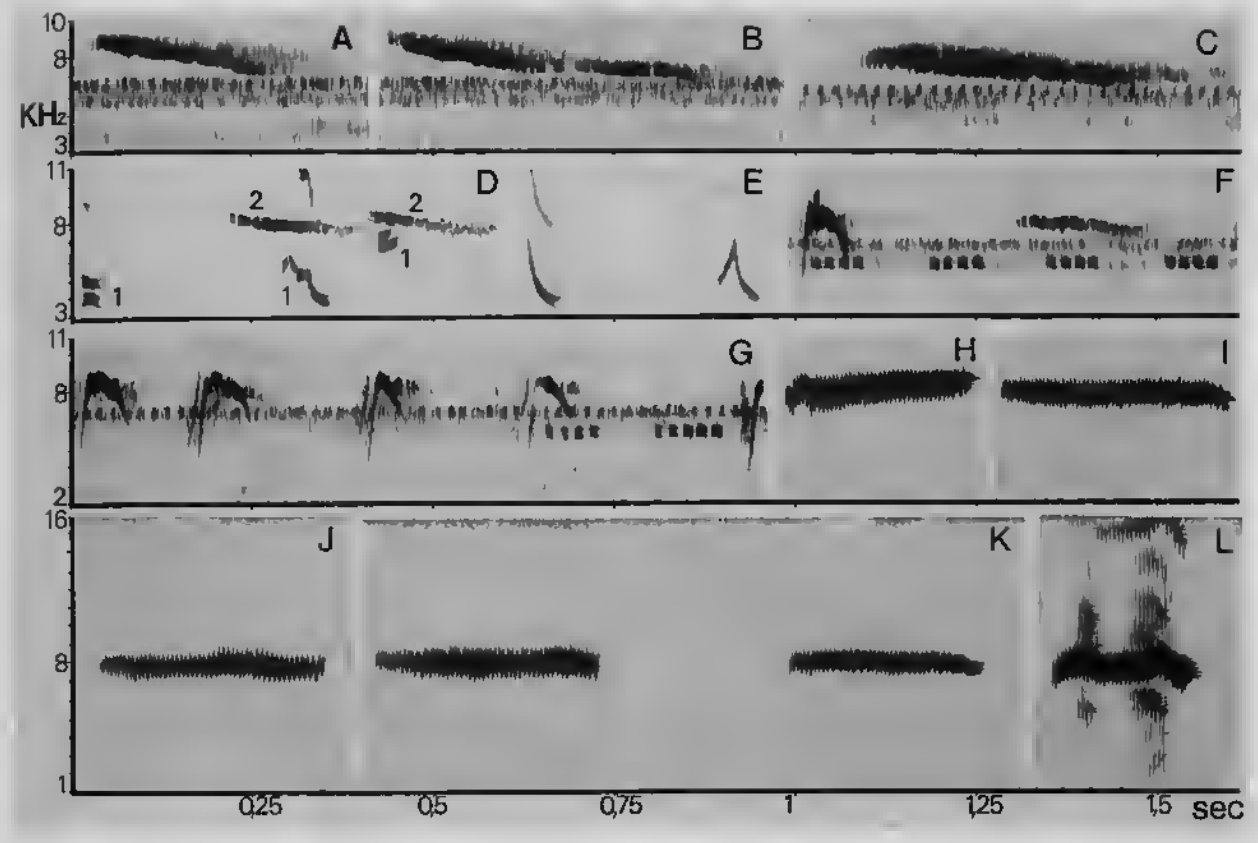


FIG. 52. — Vocalisations de *Muscicapa caerulescens*.

A-C : alarme (A = femelle, B-C = mâle) ; D : cris entre partenaires (mâle = 1, femelle = 2) ; E : cris de contact mâle (1e) et femelle (2e) ; F : mâle puis femelle ; G : chant du mâle ; H-L : cris d'un individu tenu en main (voir texte).

tenir ses distances. Ce motif n'est rien d'autre qu'une variation sur une note qui varie de 51 à 83 ms, qui est répétée sur un rythme allant se ralentissant, et dont l'énergie passe rapidement de 3 200 à 8 700 Hz lors de l'attaque qui est renforcée par une harmonique, pour ensuite être concentrée entre 6 300 et 8 700 Hz. Le tracé de ces notes rappelle beaucoup celui de certaines notes du chant illustré par un sonogramme *in* MACLEAN (1985). Par ailleurs, nous avons entendu, à plusieurs reprises, mais malheureusement sans les enregistrer, des chants émis par des oiseaux isolés qui nous paraissaient effectuer une certaine proclamation territoriale ; nos transcriptions phonétiques de ces chants correspondaient tout à fait à celles que donne MACLEAN (*op. cit.*). Ces chants consistaient en une répétition de motifs de 4-5 notes, dont le timbre rappelait celui du Pouillot véloce européen (*Phylloscopus collybita*), d'une durée de 1 seconde environ, et séparés par des silences de 1,5 à 2 secondes. Dans chaque cas, tout en égrénant ses notes, l'oiseau effectuait de très rapides mouvements d'ouverture et de fermeture des pointes des ailes.

Nous pensons qu'il existe également, chez cette espèce, un chant de cour du mâle près de la femelle. Nous n'avons certes rien enregistré qui permette de l'affirmer ; cependant, nous avons entendu des petites phrases gazouillées, avec des notes roulées, ne portant guère à distance, du moins pour un observateur humain gêné par la fréquence élevée de ces vocalisations et surtout par le fort bruit de fond qui les lui masque en grande partie. En une occasion, nous avons observé un mâle qui semblait courtiser une femelle ; il émettait un court chant : « tip-tip-tip-tutireu », composé de trois notes brèves, cliquetantes, séparées, suivies d'une rapide fioriture roulée et bredouillée. Cette strophe évoquait, en

Source : MNHN, Paris

plus ténu et en plus aigu, certaines phrases de *Fraseria ocreata*.

— De H à L sont illustrés les cris poussés par un individu tenu en main. Émis à une cadence irrégulière, séparés par des silences variant de 1 à 3 secondes, ils consistaient, de manière spontanée, en cris unitaires (H-J) qui, quand on agaçait l'oiseau avec le doigt, devenaient des cris binaires (K), voire (une fois) des cris de panique (L).

Les cris unitaires (H-J) sont des notes vibrées (double modulation de fréquence ; la modulation de la fréquence portante s'effectuant avec une amplitude de 1 630 Hz), relativement étirées et possédant une attaque diffuse, moins intense que le reste. Leurs caractéristiques sont résumées dans le tableau 6. Ils présentent une certaine variabilité dans la modulation de la fréquence portante. Cette dernière montre, en particulier, des irrégularités dans la fréquence avec laquelle elle est modulée : ainsi, en J, cette fréquence passe de 170 Hz à 140 Hz en finale. On remarquera que ces cris rappellent ceux d'alarme décrits plus haut (A-C) mais leur structure vibrée est bien différente : les notes illustrées en A-C, bien que déformées par l'effet des écrans de feuillages, sont des notes sifflées, modulées en amplitude et ne montrant pas de double modulation de fréquence.

Tableau 6. — Caractéristiques des cris unitaires émis par *Muscicapa caerulescens* tenu en main.

	Intervalle observé	Moyenne	Écart-type	Coefficient de variation
Durée (ms)	245-330	293,4	33,71	11,5 %
F min	7810-7980	7883,7	73,23	0,9 %
F max	8140-8790	8325,6	223,97	2,7 %
F max-F min	245-980	167,1	9,23	5,5 %
F mod	155-180	441,9	248,03	56,1 %

Note : N = 7. F min = fréquence minimale ; F max = fréquence maximale ; F mod = fréquence de modulation. Toutes sont exprimées en Hz.

Les cris binaires (K) sont en fait constitués de deux notes unitaires rapprochées (silence de 260 ms) mais dont la fréquence portante montre davantage d'irrégularités dans la fréquence avec laquelle elle est modulée : la finale de la seconde note est sifflée.

Le cri particulier, présenté en L, possède une note unitaire très intense, du même type que les précédentes, mais avec une fréquence portante plus variable. Sur cette note, par phénomène de double tonalité, s'en surimpose une autre, également vibrée, mais avec une plus grande amplitude, et qui présente des harmoniques ; le son fondamental n'étant que de *ca* 1 500 Hz. Ces deux notes donnent lieu à des recombinaisons (additionnels et différentiels).

Nidification

Dans l'Est africain (Kénya et Ouganda), ce gobe-mouche niche en fin de saison sèche et durant les périodes les plus sèches de la saison des pluies (Brown & Britton, 1980). Au Katanga, il a été noté se reproduisant à partir de novembre, en début des pluies (Chapin, 1953). En Afrique méridionale (Malawi, Zambie, Zimbabwe, Afrique du Sud), il se reproduit de septembre à janvier, là encore en fin de saison sèche et durant les mois les plus chauds du début des pluies (Benson, 1963 ; McLachlan & Liversidge, 1970 ; Benson *et al.*, 1971 ; Benson & Benson, 1977 ; Irwin, 1981 ; Maclean, 1985). Au Nigéria, la construction du nid a été observée en décembre (Marchant, 1952).

Le seul indice de reproduction que nous ayons pu recueillir, est l'observation d'un couple qui, le 18 novembre 1973, nourrissait un jeune qui devait être sorti du nid depuis au moins trois semaines (ponte de fin septembre-début octobre). Ce jeune commençait à chasser seul mais réclamait souvent, par de rapides séries de cris aigus, de la nourriture aux adultes qui s'activaient non loin de lui. Nous mentionnerons ici, incidemment, avoir été attaqué par le mâle qui, claquant vigoureusement des ailes et du bec, est venu voler autour de nous lorsque le jeune descendit se percher à 7 m au-dessus de nous. Les alarmes cessèrent dès que tous furent retournés dans la voûte des grands arbres.

Nous avons observé, le 25 mars 1985, ce qui nous parut être une formation de couple : un individu chantait activement autour d'un autre, l'accompagnant dans ses déplacements, et ce en conservant une posture redressée, avec le bec pointant vers le haut, exposant ainsi ses marques

Source : MNHN, Paris

faciales et sa gorge (pour le pattern ainsi concerné, cf. fig. 6 *in* ERARD, 1987). L'attitude évoquait beaucoup celle qui est généralement attribuée à la parade nuptiale du Gobe-mouche gris *Muscicapa striata*, toutefois sans les mouvements d'ailes.

Nous n'avons bien sûr pas suivi la nidification de cette espèce au Gabon. D'après les données de la littérature (JACKSON, 1938 ; BENSON, 1944 ; MARCHANT, 1952 ; CHAPIN, 1953 ; MCLACHLAN & LIVERSIDGE, 1970 ; MACKWORTH-PRAED & GRANT, 1973 ; MACLEAN, 1985), le nid est placé dans une anfractuosité d'écorce, ou dans une niche semi-ouverte d'une branche ou d'un tronc, ou encore dans une fourche entre 3 et 10 m de hauteur. JACKSON (1938) cite des informations de L. M. SETH-SMITH selon lesquelles l'espèce nicherait dans les vieux nids de tisserins. Nous croyons, avec CHAPIN (1953), que ces observations reposent sur des confusions entre *Muscicapa caerulescens* et *Pedilorhynchus comitatus* lequel, en revanche, établit classiquement son nid dans ceux des Ploceidae. Le nid est construit avec des herbes sèches, des mousses, des fibres végétales et des radicelles, la coupe ayant un diamètre interne de 45 mm et une profondeur de 25 mm. Les œufs sont crème à chamois pâle, très piquetés et finement tachetés de brun jaunâtre ou rougeâtre, et mesurent, en moyenne, 19 × 14,5 mm. Au Zaïre, CHAPIN (1953) donne la ponte comme étant composée de 2 œufs tandis que, pour l'Afrique du Sud, MCLACHLAN & LIVERSIDGE (1970) indiquent 2-3 œufs, ce que précise MACLEAN (1985) qui fait état d'une moyenne de 2,8 œufs pour 17 pontes comprenant 2 ou 3 œufs. Au Malawi, BENSON & BENSON (1977) mentionnent trois pontes de 3 œufs et une de 2.

La durée de l'incubation et celle de l'élevage des jeunes, ainsi que la part respective de chacun des adultes, demeurent inconnues.

MUE

Nous ne disposons que d'observations très fragmentaires qui suggèrent une mue annuelle complète dans la seconde partie de la grande saison des pluies, entre la mi-mars et la fin mai.

MYIOPARUS GRISEIGULARIS

La littérature s'avère plutôt indigente sur cette espèce aussi : quelques notes sur la voix et le nid, ce qui est bien peu. Il faut toutefois reconnaître que son observation est relativement difficile en forêt, surtout quand on ne connaît guère ses cris. C'est d'ailleurs pourquoi nous ne recueillîmes l'essentiel de nos informations biologiques sur cet oiseau que durant nos derniers séjours, après que ses vocalisations nous fussent devenues pleinement familières.

UNITÉ SOCIALE

Ce gobe-mouche vit typiquement en couple et apparaît monogame. Les paires semblent formées de manière définitive comme le suggère le couple que nous avons bagué et suivi durant notre période d'étude (mâle bagué le 24 novembre 1972, femelle le 11 octobre 1973, tous deux adultes, et qui occupaient toujours le même territoire en mars 1977). Les liens entre les partenaires sont très étroits et durables au long des saisons, voire des années.

TERRITORIALITÉ

Chaque jour, sans cesse en mouvement, les membres du couple parcourent apparemment, à longueur de journée, l'ensemble de leur territoire. Le contact est maintenu à la vue et à l'ouïe. Exploitant les feuillages, les deux oiseaux peuvent donc chasser à proximité l'un de l'autre. Toutefois, quand ils circulent dans des zones de végétation particulièrement denses (rideaux et nappes de lianes par exemple), ils émettent, surtout le mâle, des cris trissyllabiques descendants qu'ils répètent sur un rythme régulier (cf. *infra*). On pourrait d'ailleurs penser que ces cris qui, en raison de leurs fréquences peu élevées, passent aisément dans l'ambiance fores-

Source : MNHN, Paris

tière, assument aussi une fonction dans la proclamation territoriale. Les quelques rediffusions d'enregistrements que nous avons effectuées ont toujours attiré le mâle. L'oiseau arrive, silencieux, dans une posture érigée qui le fait d'ailleurs immédiatement reconnaître comme un gobemouche. La plupart du temps, son plumage est serré et il se tient dressé sur ses tarses. Sa tête est maintenue en position haute, bien qu'horizontale, par une extension du cou. Les ailes sont plaquées au corps, mais les poignets apparaissent légèrement déjetés latéralement. Cette attitude rappelle beaucoup celle de *M. epulata* illustrée par la fig. 39 C. Dans d'autres cas, la posture n'était que peu oblique, le plumage plus gonflé et les tarses plus fléchis. Après quelques instants d'inspection, très circonspect mais bien en évidence, l'oiseau reprend son activité et s'éloigne, après avoir effectué quelques « tortillements de croupion », comme ceux que nous avons décrits lors de la recherche alimentaire (ERARD, 1987). En une occasion, l'oiseau, manifestement gêné par notre présence, s'est livré à de vigoureux essuyages de bec sur le perchoir (activités de substitution manifestes). Chez cette espèce, l'inquiétude — en l'occurrence à l'égard de l'observateur — se manifeste par une posture redressée, mais où les tarses sont fléchis, la tête à demi rentrée dans les épaules, les rectrices abaissées et animées d'un faible tortillement latéral, le plumage gonflé, et les ailes légèrement, mais rapidement relevées et rabattues ; toutes conditions permettant un brusque envol. Jamais les rediffusions de cris n'ont déclenché une quelconque phonoréponse des individus ainsi soumis à expérience.

La proclamation territoriale, qui a lieu tout au long de l'année, est effectuée par le mâle seul, à l'aide du chant (cf. *infra*). Cette phrase, répétée en de très longues séries, porte à plusieurs centaines de mètres, et apparaît émise non seulement contre les congénères mais aussi, ainsi que nous l'avons constaté à plusieurs reprises, contre *Myioparus plumbeus* en lisière de forêt. Dans ces occasions, les mâles des deux espèces se tenaient entre 60 et 200 mètres l'un de l'autre, en haut des grands arbres, *griseigularis* côté forêt, *plumbeus* côté défrichements et plantations. Ils circulaient activement d'un arbre à l'autre et, à chaque étape, lançaient des séries de leurs chants respectifs. Nous avons également observé *plumbeus* qui, s'étant avancé au-delà de la lisière, battait en retraite en réponse à des chants de *griseigularis* et, revenu en milieu secondaire, émettait à son tour ses phrases de proclamation territoriale.

La diffusion, à un *M. griseigularis*, d'enregistrements de son chant de proclamation territoriale, provoque des vols saccadés en tous sens, dans le haut des arbres, et une accélération de la cadence d'émission des strophes. Faute d'avoir diffusé ces chants dans la voûte, ou du moins dans les strates élevées de la végétation où se tiennent habituellement les représentants de cette espèce (cf. ERARD, 1987), nous n'avons pas pu faire descendre les oiseaux, ni provoquer de réponse plus intense, ni même d'ailleurs observer dans de bonnes conditions leur comportement postural. Nous signalerons ici avoir, une fois, imité — fort mal — le chant de *M. griseigularis* à deux individus qui circulaient dans le sous-bois, le mâle émettant des petites séries de cris trissyllabiques doublés. Tous deux traversèrent rapidement le layon devant nous ; le mâle, après avoir effectué un court vol vrombissant dans notre direction, s'arrêta alors, bien en évidence sur une liane, à 6 m au-dessus de nous, en émettant un « ptic » sec (manifestement un claquement, de type bruit blanc), avant de reprendre sa progression.

Nous n'avons assisté qu'une seule fois à un conflit territorial rapproché entre deux couples de *M. griseigularis* (dont celui qui était bagué), près de la limite de leurs territoires respectifs. Cette observation étant non seulement unique dans le cadre de notre étude au Gabon, mais aussi, à l'évidence, la première sur le comportement de défense territoriale de cette espèce, nous nous permettons de la détailler. À l'approche du couple intrus, dont le mâle émettait des cris trissyllabiques descendants, le mâle propriétaire du territoire (individu bagué) lança une série de chants de proclamation territoriale. Les deux paires se trouvèrent toutefois en présence l'une de l'autre, dans un chablis encombré de rideaux de lianes. Aussitôt, le mâle bagué se mit bien en évidence sur un perchoir dégagé, adoptant une posture très proche de celle illustrée pour *M. cassini* (fig. 18 C2), mais avec les rectrices plus largement déployées, les ailes arquées et décollées du corps, et lançant un chant continu pendant 3-4 secondes. Nous n'avons malheureusement pas enregistré ce chant qui n'avait absolument rien à voir avec celui de la proclama-

Source : MNHN, Paris

tion territoriale. Il s'agissait véritablement d'un chant de combat, au cours duquel le bec dirigé vers l'adversaire était nettement ouvert. Dès que son opposant, qui se trouvait à 4-5 m de lui, eut pris cette attitude menaçante, l'intrus lui tourna le dos, en posture de fuite, avec toutefois la tête orientée sur le côté. Le mâle bagué, tenant du territoire, l'attaqua néanmoins dans un vol vrombissant et saccadé, bec largement ouvert dans sa direction. L'autre changea alors rapidement de perchoir et, poursuivi par son adversaire, alla se réfugier sur la bordure de son territoire ; corps redressé et basculé vers l'arrière, plaqué contre le perchoir, plumage gonflé, tête dirigée vers l'avant, il se remit alors face à son agresseur. Les deux oiseaux, l'intrus dans la position mentionnée ci-dessus et le mâle bagué dans l'attitude de menace décrite plus haut, échangèrent une série de chants de proclamation territoriale, mais d'une intensité paradoxalement faible. Puis le mâle bagué attaqua de nouveau son adversaire selon le même schéma postural et vocal. La querelle dura ainsi 3-4 minutes, le mâle bagué, alternant les attaques et les séries de chants territoriaux, repoussa l'intrus sur une trentaine de mètres. Finalement ce dernier, accompagné de sa femelle, s'éloigna en émettant des cris trissyllabiques. Le mâle bagué chanta encore pendant une minute, puis chassa pendant 4 mn avant de prendre un bain dans une cuvette naturelle sur une nodosité d'un tronc, pour finalement partir vers le centre de son territoire, accompagné de sa partenaire, en émettant des cris trissyllabiques. Durant tout le conflit, les femelles se tinrent à l'écart bien que la femelle baguée eût montré, au début, une certaine excitation, suivant de près son partenaire.

Vocalisations

Seul Chapin (1953) indique que le chant de *M. griseigularis* est sifflé et ressemble beaucoup à celui de *M. plumbeus*, mais qu'il paraît plus fort, et se compose régulièrement de quatre syllabes plus ou moins liées (cf. aussi la description qu'en donne Heinrich, 1958).

Il est de fait que les deux espèces possèdent un chant de proclamation territoriale très voisin. La fréquence évolue, au cours de l'émission, de manière descendante chez *griseigularis*, mais montante chez *plumbeus*, de sorte qu'en inversant le chant de l'un, on obtient celui de l'autre, comme nous l'a démontré notre ami Claude Chappuis.

Chant de proclamation territoriale

Nous ne disposons que de très peu d'enregistrements de ce chant d'une qualité telle que la structure des sons n'ait pas été déformée par la traversée des écrans de feuillages, ou simplement, que le signal ressorte bien sur le fond des insectes, si important dans les ambiances forestières. Sur la fig. 53 A et B nous en présentons deux. Chacun est composé de 3 notes, modulées en amplitude, la première vibrée après une attaque sifflée, les autres entièrement sifflées. Les deux premières notes sont subégales (325 et 350 ms dans un cas, 293 et 334 ms dans l'autre) et la dernière pratiquement le double des autres (610 et 594 ms). Dans les deux cas, la fréquence s'abaisse régulièrement de 3 300 à 2 950 Hz. Les silences entre les notes sont quasi égaux (407 et 432 ms dans un cas, 383 et 423 ms dans l'autre). Ces chants durent chacun entre 1,3 et 1,5 secondes. Si, dans notre zone d'étude, le chant de proclamation territoriale comporte habituellement 3 notes, nous devons signaler qu'un individu a, durant les 10 premières minutes d'une phase de chant de 22 mn, systématiquement doublé la seconde note de chaque strophe. Il a donc ainsi, avant d'utiliser le chant trissyllabique ordinaire, émis une longue série de strophes de 4 syllabes. En une autre occasion, un mâle, après une longue série de chants trissyllabiques, en a émis une autre de chants bissyllabiques (cf. fig. 53 C), consistant en fait en chants ordinaires dont les deux premières notes étaient accolées. Il est à noter que, par rapport aux chants trissyllabiques, on retrouve la même structure dans ces chants dissyllabiques, à savoir, un son sifflé, suivi d'un autre vibré, puis de deux autres sifflés, tous montrant une importante modulation d'amplitude. Ces chants bissyllabiques sont toutefois légèrement plus courts (1,2 secondes seulement), les fréquences utilisées sont les mêmes et la stéréotypie aussi marquée (coefficients de variation pour les durées des notes et du chant, et pour les fréquences maximales et minimales, compris entre 1,5 et 2 %).

Les données dont nous disposons suggèrent fort une caractérisation individuelle des chants de proclamation territoriale (cf. fig. 53 A et B = un individu ; C = un autre individu).

Source : MNHN, Paris

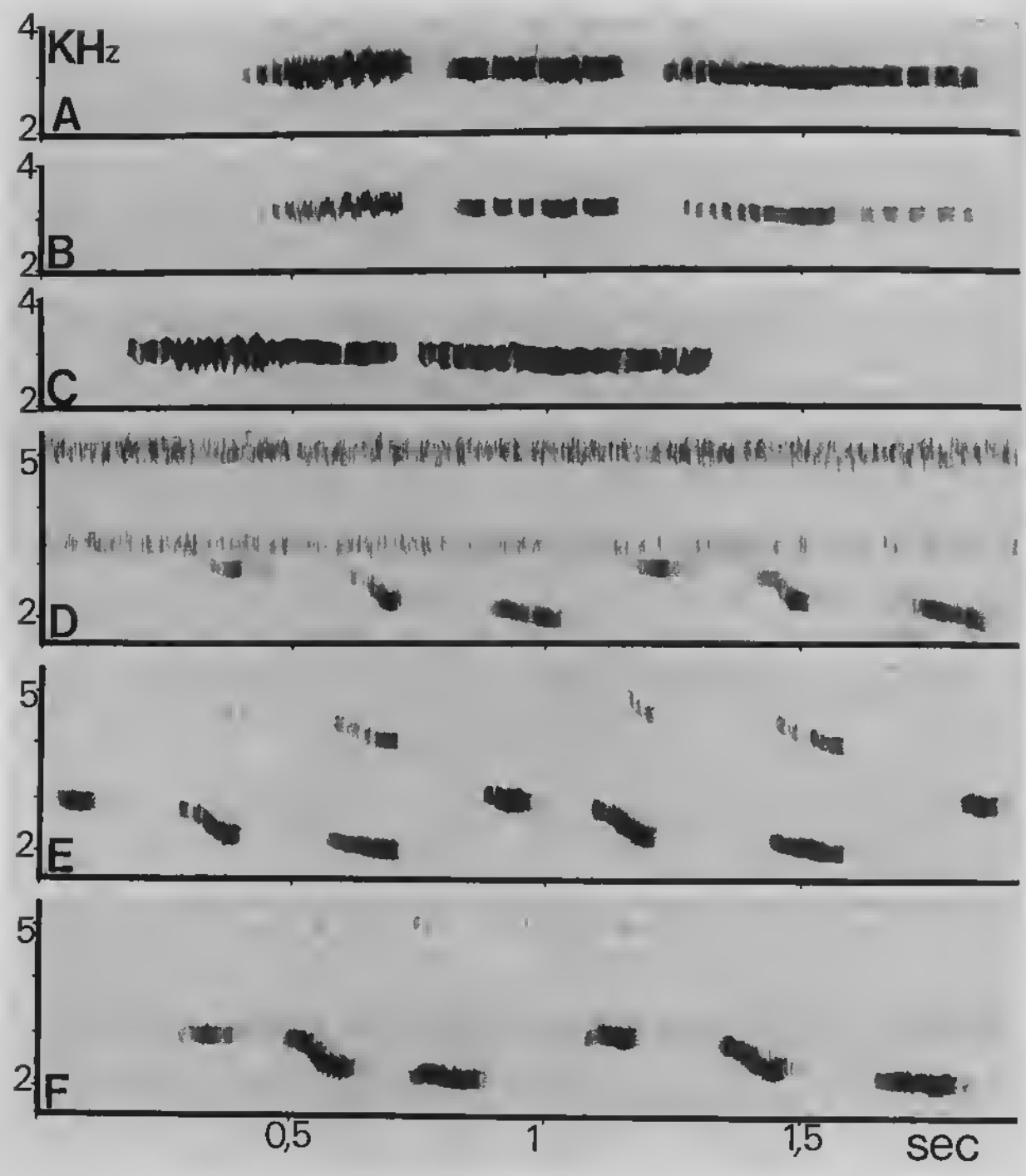


FIG. 53. — Vocalisations de *Myioparus griseigularis*.
A-C. — Chant de proclamation territoriale (A et B = même individu).
D-F. — Motifs trissyllabiques de contact entre partenaires (trois individus différents).

Source : MNHN, Paris

Le chant de proclamation territoriale est émis dans une posture érigée, dans la partie supérieure de la voûte. On l'entend pendant toute l'année, bien que l'on note une diminution de sa fréquence en avril et en mai, ainsi que durant la grande saison sèche. On le repère à toute heure du jour ; cependant, en toute saison, il existe un certain « pic » d'émission entre 8 et 9 h, et un autre entre 12 et 14 h. En outre, pendant la petite saison sèche, l'oiseau montre une disposition à chanter plus volontiers en fin d'après-midi et jusqu'à la tombée de la nuit. Les phases de chant durent de quelques minutes à plus d'une demi-heure : le chanteur lance ses phrases à des cadences variant de 2,2 à 8,6/mn en l'absence de réponse (du moins audible pour l'observateur) mais pouvant atteindre 24/mn lorsqu'un autre mâle se manifeste. Durant ces périodes de chant, l'oiseau se déplace sur des distances variant entre 80 et 2 ou 300 mètres.

Chant de combat

Ce chant que nous n'avons entendu qu'une seule fois (voir plus haut), nous a évoqué, en plus puissant, plus véhément, celui de *Sylvia borin*, Sylviinae paléarctique. C'est-à-dire un chant aux fréquences dominantes centrées sur 3-4 KHz, montrant des notes longues et des séries de notes brèves intercallées, quelques-unes vibrées, mais la plupart gazouillées, et avec des harmoniques.

Motifs trissylabiques

Sur la fig. 53 D, nous présentons des sonogrammes des motifs trissyllabiques qui sont apparemment utilisés pour maintenir le contact entre les partenaires (cf. *supra*). Ces motifs sont souvent émis à une cadence très irrégulière, isolément ou doublés, parfois avec, en plus, la première note d'un troisième motif. Cependant, en certaines occasions, par exemple quand les oiseaux sont dans une ronde qui se remet en mouvement, ou qui augmente sa vitesse de déplacement, les silences qui séparent les motifs sont ramenés à la longueur de ceux qui isolent les notes. L'émission se présente alors comme un véritable chant répétitif continu. Ces cris s'entendent à longueur de journée et d'année ; ils constituent d'ailleurs, en l'absence de chant, un excellent moyen pour repérer l'espèce dans les feuillages. Les deux membres du couple émettent ces vocalisations dont le tableau 7 récapitule les caractéristiques. Ces cris apparaissent porteurs d'une information individuelle (D, E et F concernent des individus différents). Ils pourraient bien être utilisés dans la reconnaissance des partenaires entre eux. Manifestement, ces cris semblent émis quand les oiseaux ne se voient pas. Quand ils sont côte à côte, ils exécutent des duos, ou plutôt des phonoréponses, l'un reprenant ce que l'autre vient d'émettre. Nous n'avons pas enregistré ces cris qui, à l'oreille, nous ont semblé n'être que des répétitions de la première, ou des deux premières notes des motifs trinaires descendants. Le timbre de la femelle nous a toujours paru plus aigu que celui du mâle. Incidemment, nous signalerons qu'un mâle, dont la femelle venait d'être capturée, a successivement émis : des séries de la 1re note des motifs, puis des

TABLEAU 7. — Caractéristiques des motifs sifflés descendants émis par *Myioparus griseigularis*.

		Motif	1re Note	2e Note	3e Note	Silence 1-2	Silence 2-3	Intervalle 1-2	Intervalle 2-3
Durée (ms)	A	789,8 ± 137,19 (cv = 17,4 %)	118,7 ± 18,59 (cv = 15,7 %)	140,1 ± 10,79 (cv = 7,7 %)	156,3 ± 12,40 (cv = 7,9 %)	147,0 ± 39,07 (cv = 26,6 %)	228,8 ± 121,07 (cv = 52,9 %)	266,7 ± 34,14 (cv = 12,8 %)	368,3 ± 115,01 (cv = 31,2 %)
	B	968,6 ± 96,22 (cv = 9,9 %)	109,9 ± 10,51 (cv = 9,6 %)	134,3 ± 10,51 (cv = 7,8 %)	147,9 ± 18,35 (cv = 12,4 %)	180,1 ± 6,95 (cv = 3,9 %)	376,1 ± 51,4 (cv = 13,7 %)	290,0 ± 15,36 (cv = 5,3 %)	526,4 ± 91,49 (cv = 17,4 %)
Fréquence maximale (Hz)	A	2957,7 ± 58,31 (cv = 2,0 %)	2957,7 ± 58,31 (cv = 2,0 %)	2758,9 ± 70,48 (cv = 2,6 %)	2136,8 ± 82,20 (cv = 3,9 %)				
	B	2982,5 ± 37,95 (cv = 1,3 %)	2982,5 ± 37,95 (cv = 1,3 %)	2769,4 ± 9,91 (cv = 0,4 %)	2166,7 ± 45,77 (cv = 2,1 %)				
Fréquence minimale (Hz)	A	1955,0 ± 118,31 (cv = 6,1 %)	2871,9 ± 66,60 (cv = 2,3 %)	2288,6 ± 76,4 (cv = 3,3 %)	1955,9 ± 118,31 (cv = 6,1 %)				
	B	2021,3 ± 68,65 (cv = 3,4 %)	2893,3 ± 45,77 (cv = 1,6 %)	2318,6 ± 39,6 (cv = 1,7 %)	2021,3 ± 68,65 (cv = 3,4 %)				

Sont indiqués : la moyenne ± l'écart-type et, entre parenthèse, le coefficient de variation.
A : 12 motifs concernant 6 individus différents.
B : 4 motifs du même individu.

Source : MNHN, Paris

deux premiéres notes, puis des motifs eux-mêmes, et enfin, au bout de 3 mn, une longue série de chants, tout en remontant dans la voûte pour beaucoup circuler dans les grands arbres.

Cris de harcélement

Nous mentionnerons, enfin, des cris de harcèlement entendus, une fois, contre un serpent arboricole et, une autre fois (en fait 5 jours aprés) contre nous. Ils furent émis par les partenaires d'un couple qui accompagnait un groupement plurispécifique d'insectivores. Nous suspectâmes la présence de jeunes mais ne pûmes la vérifier. Ces cris consistaient en motifs bissyllabiques aigus (« tsii-tié »), rapidement répétés, avec une premiére note plus longue que la deuxiéme, laquelle paraissait plus grave et fort bréve.

Nidification

Chapin (1953), considérant l'état des gonades des oiseaux collectés (surtout des mâles), émet l'opinion que la reproduction de cette espéce aurait, au Zaïre, vraisemblablement lieu durant une grande partie des pluies. Prigogine (1971 et 1984), á partir d'un même type de matériel, estime que, dans l'Itombwe, la nidification se déroule de décembre (ou janvier) á mai, dans la seconde moitié des pluies. Il est le premier á décrire le nid et la ponte de l'espéce. Au Libéria, sont signalées une ponte en septembre, et deux femelles, montrant un développement ovarien, en août et septembre, ici encore dans la seconde moitié de la période pluvieuse (Colston & Curry-Lindahl, 1986).

Nous avons trouvé deux pontes ; une en octobre et une en janvier. Des tentatives d'accouplement un 28 février, et des nourrissages de la femelle par le mâle un 8 mars, peuvent également être considérés comme des indices de reproduction. Nous citerons aussi l'observation, un 4 décembre, d'un individu qui s'intéressait vivement á une loge de pic. L'oiseau, excité, se tenait dans la posture F2, illustrée pour *Muscicapa cassini* (fig. 18), tout en émettant des séries de petits cris secs qui rappelaient ceux de l'alarme du Rougegorge européen (*Erithacus rubecula*). Il visita á plusieurs reprises, en l'examinant et s'y installant, une vieille ébauche de loge dont l'entrée avait été élargie par la décomposition du tronc mort, cassé, dans lequel elle avait été creusée, á une hauteur de 4 m. Un éventuel nid dans cette situation aurait alors été placé dans une niche plutôt que dans une véritable cavité. Nous partîmes peu aprés, de sorte qu'il nous fut impossible de contrôler si cette observation avait ou non été fortuite.

Le nid trouvé par Prigogine (1971) était installé á 1,70 m de haut, dans une petite excavation du tronc d'un arbre mort, oú l'oiseau avait simplement disposé quelques vrilles végétales. Il contenait 2 œufs, chacun mesurant environ 20 × 14 mm, fortement tachetés de brun foncé sur fond beige, avec des taches plus abondantes au gros pôle. Le premier des deux nids que nous avons découverts était placé dans une loge, ou peut-être même une simple ébauche de cavité de pic. Situé á 12 m, dans une fine chandelle de 15 m de haut, il était inaccessible. Nous n'avons pu examiner que le second qui avait été édifié á 3,80 m, dans un gros tronc mort moussu, de 5 m de haut. Il se trouvait, lui aussi, dans une cavité trés ouverte : ici encore, une loge de pic éventrée. Il s'agissait d'une construction plus volumineuse que celle décrite par Prigogine : une assise de mousse, quelques radicelles et feuilles séches, des fibres végétales, le tout amassé sans soin. La coupe était petite, intérieurement garnie d'éléments plus fins, mais peu façonnée. La ponte consistait en 2 œufs, densément maculés de brun rouille et de brun-gris violacé sur fond beige verdâtre, avec, en sous-impression au gros pôle, quelques taches gris clair. Ce type d'œuf évoquait, en plus petit et plus allongé, celui de *Fraseria cinerascens*.

Au mont Nimba (Libéria), A. Forbes-Watson (*in* Colston & Curry-Lindahl, 1986) a trouvé une ponte (malheureusement, aucune description n'en est donnée) dans un nid de *Nectarinia cyanolaema*. Le fait paraît trés insolite mais se conçoit si l'on admet que *M. griseigularis* soit un nicheur semi-cavitaire. Le nid de *N. cyanolaema*, si étonnant, consiste en une accumulation, pouvant atteindre un métre de long, de débris végétaux et de bûchettes, sur une fine liane pendante (Brosset, 1974 ; Brosset & Erard, 1986). Au centre de cet amas, l'entrée et même la coupe interne du nid, surtout si celui-ci commence á se dégrader, offrent l'aspect d'une niche qui, de fait, pour un nicheur semi-cavitaire, doit se montrer tout aussi attractive qu'une loge de pic éventrée, dans un tronc pourrissant sur pied.

Source : MNHN, Paris

L'incubation est assurée par la femelle. D'après nos observations au premier nid, le second ayant été détruit par un prédateur 5 jours aprés sa découverte, elle dure 12 jours. Notons qu'á ce premier nid, la construction nous a paru, également, n'être le fait que de la femelle qui apportait des mousses ; le mâle l'accompagnait en criant et chantait quand elle disposait les matériaux dans la cavité. L'observation á ce nid étant fort malaisée, nous ne l'avons pas surveillé durant de trés longues périodes. Néanmoins, il était clair que la femelle procédait à des phases d'incubation continue de une á plusieurs heures, interrompues par de plus bréves périodes d'alimentation, de 10 à 20 mn. Quand elle était sur le nid, le mâle la nourrissait á peu près tous les quarts d'heure, surtout avec de grosses chenilles.

Les jeunes (nous pensons qu'il y en avait 2) sont restès au nid pendant 13 jours. Les deux adultes les alimentaient, en moyenne, toutes les 20 mn (nous avons cependant observé un intervalle de 73 mn entre deux nourrissages quand les poussins avaient 1 jour). La femelle effectuait 60 % des apports alimentaires ; toutefois, nous suspectons fort que le mâle lui remettait des proies avant qu'elle ne regagne le nid.

Mue

D'aprés nos observations d'oiseaux sur le terrain, la mue complète paraît s'effectuer principalement en avril et en mai. Les spécimens examinés en juin, juillet, octobre, novembre et janvier, ne présentaient aucune trace de mue, ne fût-elle que partielle. Il est symptomatique que, dans le sud du Cameroun, Bates (spécimens au British Museum) ait, lui aussi, capturé en mai des individus en pleine mue. Nous avons toutefois examiné un mâle, sur l'une des îles du fleuve, en début de mue des rémiges primaires (mode centrifuge) et des secondaires (mode centripéde) un 15 décembre.

MYIOPARUS PLUMBEUS

Bien qu'il soit l'hôte des formations secondaires, et ne serait-ce qu'en raison de sa forte fréquentation des houppiers des grands arbres, cet oiseau ne donne guére lieu à des observations suivies. La littérature elle-même ne fournit que fort peu de renseignements précis, que les divers auteurs d'ouvrages généraux reprennent régulièrement, en s'inspirant les uns des autres.

Unité sociale

L'espéce vit en couple et apparaît monogame. Nous ne pouvons rien dire sur la pérennité des paires.

Territorialité

Comme ceux de *M. griseigularis*, les membres des couples de cette espéce circulent ensemble sur tout leur territoire. Cependant, les deux partenaires fréquentant souvent le même arbre, les contacts paraissent être d'une nature davantage visuelle qu'auditive. Néanmoins, dans les vieilles formations secondaires, là où *plumbeus* entre en contact avec *griseigularis*, son comportement est tout à fait comparable á celui que nous avons décrit plus haut pour ce dernier.

La proclamation territoriale est le fait du mâle et s'effectue par le chant. Rappelons ici que *plumbeus* et *griseigularis* nous sont apparus interspécifiquement territoriaux. La rediffusion à *plumbeus* de ses chants a donné lieu au même genre d'observations que pour *griseigularis* et que nous ne répéterons donc pas.

Vocalisations

Les auteurs font trés souvent état d'un chant sibilant, aigu, de trois notes (par exemple Benson, 1937, 1940 ; McLachlan & Liversidge, 1970 ; Mackworth-Praed & Grant, 1973). Toutefois, Bates (1927) dit avoir collecté un mâle qui émettait des petits chants de deux notes : la première montante, la seconde descendante. Chapin (1953) parle aussi d'un chant de

Source : MNHN, Paris

deux syllabes qui paraît le type le plus fréquent, mais il indique que celui-ci peut, parfois, en comprendre trois.

La majorité des chants que nous avons entendus se composaient de trois notes liées. Cependant, de loin, il est fréquent de n'en percevoir que deux, en raison de la brièveté des silences. Toutefois, nous préciserons que certains mâles émettent des chants de deux notes, mais cela toujours, ou au moins par moments, en alternance avec des séries de chants trissyllabiques.

Chez *plumbeus*, comme chez *griseigularis*, le chant de proclamation territoriale est émis dans une posture érigée, en haut des plus grands arbres, et cela durant toute l'année, bien qu'il nous ait paru moins fréquent dans la seconde quinzaine de mars et en avril, puis de la fin mai à août. Malgré que l'on entende ce chant à toute heure du jour, il existe cependant des pics entre 6 et 9 h, 13 et 15 h, et vers 16-17 h. Les cadences et les durées d'émission sont identiques à celles que nous avons mentionnées plus haut à propos de *griseigularis*.

Sur la fig. 54 sont illustrés divers chants de proclamation territoriale. A à E concernent le même individu. A et B montrent la déformation subie par deux phrases enregistrées de loin. C, D et E représentent la structure fine et la variabilité, somme toute très faible, des motifs émis par cet oiseau. F détaille le chant d'un autre individu. En G et H sont figurés les motifs, malheureusement enregistrés de loin, émis par un autre individu. On remarquera que si H était le plus fréquemment lancé par ce mâle, G l'a été en une longue série monotypique, puis en association, ou mieux, en alternance avec l'autre. Il est piquant de noter que, pour l'observateur, H est un chant normal de *plumbeus*, alors qu'en revanche, G évoque davantage celui de *griseigularis*, en raison de sa finale descendante. Ce chant correspondrait à la description de Bates (1927).

Les chants, beaucoup plus vibrés que ceux de *griseigularis*, durent en moyenne 1 202,5 ms (N = 11 ; σ = 125,59) et leur fréquence varie, selon une tendance ascendante, entre 2 850 Hz (N = 11 ; σ = 85,84) et 3 450 Hz (N = 11 ; σ = 79,49). Le tableau 8 récapitule les caractéristiques de ces chants, selon qu'ils sont trinaires, ou seulement binaires. Nous n'avons malheureusement pas assez de matériel de comparaison pour mieux mettre en évidence, autrement que par les sonogrammes que nous présentons, les fortes présomptions d'une reconnaissance individuelle fondée sur ces chants.

Tableau 8. — Caractéristiques des chants de proclamation territoriale de *Myioparus plumbeus*.

Note	Durée (ms)	Fréquence maximale (Hz)	Fréquence minimale (Hz)
1	238,0 ± 42,73	3245,0 ± 164,70	2873,5 ± 42,7
2	447,0 ± 41,38	3235,1 ± 96,94	2903,2 ± 184,38
3	495,4 ± 28,25	3406,0 ± 135,83	3066,7 ± 121,58
1	457,4 ± 115,88	3170,7 ± 39,63	2946,1 ± 99,74
2	595,3 ± 59,31	3487,8 ± 68,65	3144,3 ± 45,76

Note : En haut, chants trinaires (N = 8) ; en bas : chants binaires (N = 3).

Maclean (1985) publie le sonogramme d'un chant trissyllabique de la race sud-africaine *grandior*. Les notes présentent la même structure que celles des chants gabonais. Toutefois, d'importantes différences s'observent dans la durée des notes (respectivement *ca* 450, 300 et 600 ms) et, surtout, dans celle des silences. Les notes apparaissent ainsi très détachées, en particulier la dernière, qu'un silence de *ca* 300 ms sépare de la précédente. N'ayant jamais entendu un tel type de chant au Gabon, nous pensons que, si ce sonogramme est bien représentatif des chants sud-africains, il témoignerait d'une variation géographique, plutôt qu'individuelle, du chant de l'espèce.

Cet oiseau possède, lui aussi, des motifs trissyllabiques descendants qui rappellent ceux de *griseigularis* et qui sont, apparemment, émis dans les mêmes circonstances, mais ils paraissent plus rares, peut-être parce que les contacts sont plus visuels (appuyés, notamment, sur le déploiement des rectrices externes blanches, bien visibles lors de la chasse) qu'auditifs. Nous n'avons hélas pas enregistré ces vocalisations.

Nidification

N'ayant rien obtenu de précis à ce sujet, nous ne pouvons que faire état des données de la littérature.

En Afrique méridionale, la reproduction a lieu pendant la saison des pluies, principalement au début, au cours des mois les plus chauds (Benson, 1944 ; Benson *et al.*, 1971 ; Benson & Benson, 1977 ; McLachlan & Liversidge, 1970).

Source : MNHN, Paris

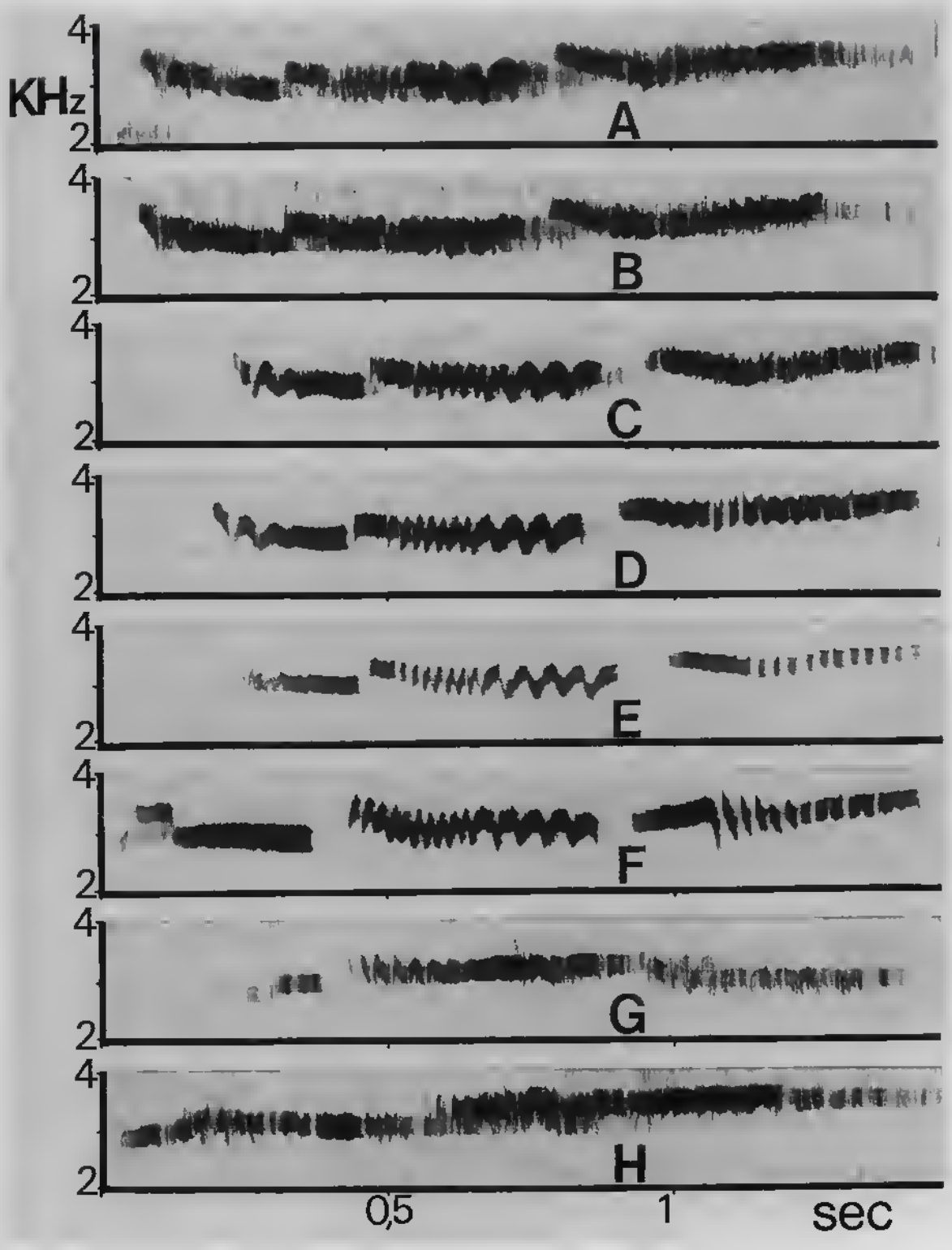


FIG. 54. — Chants de *Myioparus plumbeus*.
A-E. — Même individu (A et B déformés car enregistrés à distance).
F. — Second individu.
G et H. — Troisième individu, émettant parfois une phrase (G) qui évoque celle de *M. griseigularis*.

Source : MNHN, Paris

En Afrique orientale, la construction du nid a été observée en avril, en début de saison pluvieuse (JACKSON, 1938 ; BROWN & BRITTON, 1980). Au Zaïre, d'après l'état de développement des gonades des spécimens collectés, CHAPIN (1953) pense que la nidification doit vraisemblablement se dérouler durant le début de la saison des pluies. Au Cameroun, BATES (1927) indique avoir obtenu des preuves de reproduction en divers mois de l'année, entre mars et août, négligeant apparemment la femelle « nearly ready to lay » de février 1910 (BATES, 1911). Au Nigéria, ELGOOD (1982) reprend une donnée de décembre due à SERLE (1957) et en ajoute une autre en mars : respectivement, ces informations concernent la fin et le début de la saison des pluies.

Le nid est installé jusqu'à 6 m de hauteur, dans une cavité : généralement une ancienne loge de pic, ou de barbu, dans laquelle sont assemblées des herbes, des radicelles, des petites plumes et des fibres d'écorces dilacérées (données de BELCHER et de ROBERTS *in* JACKSON, 1938 ; BENSON, 1944). La ponte est de 2 œufs, à couleur de fond blanc sale à blanc verdâtre, densément piquetés et tachetés de brun olive et de brun-gris, ou de lavande, mesurant environ 17 × 13 mm (BATES, 1927 ; JACKSON, 1938).

On ne sait évidemment rien sur l'incubation et l'élevage des jeunes.

MUE

Les spécimens que nous avons examinés, en août et décembre, ne montraient aucun signe de mue. En revanche, nous avons eu en main un individu sud-camerounais, collecté en avril, qui effectuait une mue complète. Nous rappellerons que, chez cette espèce, le plumage juvénile, tacheté, n'est vraisemblablement pas porté longtemps puisque, jusqu'à sa récente redécouverte, on considérait qu'il était uni et que *plumbeus* était un *Parisoma*, appartenant aux Sylviinae.

PEDILORHYNCHUS COMITATUS

Cette espèce, non plus, n'avait jamais fait l'objet d'une étude particulière. Cependant, en comparaison aux autres gobe-mouches afrotropicaux précédents, elle a souvent retenu l'attention des prospecteurs. Ces derniers ont complété leurs collectes par des notes de terrain, mais se sont presque toujours limités à des descriptions du nid et de la ponte. Toutefois, force est de reconnaître qu'en dépit de sa relative fréquence, cet oiseau ne s'étudie pas aisément. Les biotopes, de pénétration difficile, ne permettent guère à l'observateur de conserver un contact continu avec les individus qu'il suit et de demeurer constamment à bonne distance pour ne pas les perturber, ceci pour noter de manière précise leurs divers comportements. Ces biotopes n'encouragent pas non plus ce même observateur à se déplacer, en permanence, avec l'encombrant matériel de prise de son qui est nécessaire à l'étude des vocalisations.

UNITÉ SOCIALE

L'espèce vit en couples monogames. Nous ne savons pas si les appariements sont ou non définitifs. Des individus isolés se rencontrent certes de-ci de-là, mais ils ne paraissent pas fixés. Il pourrait s'agir d'immatures ; malheureusement, chez cette espèce, le plumage juvénile n'est pas tacheté donc l'âge ne peut pas être, comme chez les autres, déterminé à l'examen des couvertures alaires.

TERRITORIALITÉ

Nous avons déjà insisté (ERARD, 1987) sur la grande mobilité de cet oiseau qui circule, chaque jour, sur l'ensemble de son territoire, et qui est actif du matin au soir, quelle que soit la saison. En dehors de la période de nidification, les partenaires demeurent certes dans les mêmes secteurs, mais ils ne maintiennent pas un étroit contact entre eux. Silencieux, ils chassent fréquemment à 25-30 m l'un de l'autre, parfois devantage, mais ils s'arrangent toujours pour, épisodiquement, établir des contacts visuels. Lorsqu'ils changent de secteur, ou si leur progression est assez rapide, ils lancent, par intermittence, des cris roulés (cf. fig. 55 A à G). Ces

Source : MNHN, Paris

cris sont aussi, mais plus régulièrement, émis sur les limites du territoire. Toutefois, nous n'avons pas identifié de vocalisations à longue portée, susceptibles de servir de support à la proclamation territoriale. Nous pensons que celle-ci s'effectue au cours des très fréquents déplacements, durant lesquels le mâle se met souvent en évidence sur des perchoirs dégagés, et d'où, de temps à autre, il se livre à des vols circulaires et papillonnants qui ne sont pas des actions de chasse, mais qui paraissent chargés d'une information visuelle destinée à d'éventuels intrus.

Nous n'avons assisté qu'une seule fois à un conflit entre deux couples voisins. Le mâle, propriétaire du territoire dans lequel les autres venaient de pénétrer, s'élança à leur rencontre, laissant la femelle continuer à chasser. Il vola ainsi sur une cinquantaine de mètres, faisant vigoureusement claquer ses ailes. Après s'être perché, bien en évidence, il lança un chant rapide, d'une douzaine de secondes, formé de phrases de 2-3 secondes, composé de notes aiguës, vibrées, dont le timbre rappelait celui de *Muscicapa sethsmithi*. Nous étions, malheureusement, à une distance trop grande pour suivre la scène dans tous ses détails et noter les diverses attitudes des oiseaux. Néanmoins, nous avons pu reconnaître les postures que nous avons décrites pour *Muscicapa cassini* (fig. 18 C2, mais avec les rectrices étalées) et *M. epulata* (fig. 39 D et E), postures qui mettent en évidence les marques blanches supralorales, oculaires et gulaires, ainsi que la large bande pectorale grise.

Vocalisations

Seul Bates (1930) mentionne un petit chant que le mâle émet, au moment de la reproduction, tout en étalant les rectrices et en pivotant d'un côté à l'autre. Nous mêmes avons noté cela, de la part d'individus qui venaient près du nid où couvait leur partenaire. Malheureusement, nous ne l'avons pas enregistré, pas plus d'ailleurs que celui dont nous avons parlé plus haut, à propos d'un conflit territorial. À l'oreille, les chants de *comitatus* nous ont paru typiquement *Muscicapa*, rappelant ceux de *caerulescens*. Ces chants, près du nid, étaient brefs (1 à 3 secondes), vibrés et aigus.

Sur la fig. 55 (A-G), nous présentons quelques sonogrammes des cris roulés émis par des oiseaux en déplacement (A à D concernent le même sujet, C et D étant le même cri à deux échelles d'analyse différentes ; E à G se rapportent à un autre oiseau). Les individus des deux sexes possèdent ces vocalisations ; toutefois, les mâles apparaissent, manifestement, plus loquaces que les femelles. En émettant ces cris, l'oiseau se tient dans une posture érigée, relève et abaisse lentement, et spasmodiquement, les rectrices fermées.

Il s'agit de cris rythmiques, composés d'éléments qui consistent en de brefs gazouillis ascendants ou pulsés, regroupés en motifs de 3 à 8 notes. Ces cris paraissent porteurs de caractéristiques individuelles, comme le suggère la comparaison des notes émises par des individus différents (tableau 9).

La fig. 56 (A-D) illustre les cris d'alarme poussés par les deux partenaires d'un couple de *P. comitatus*. Nous n'avons entendu ce genre de vocalisations qu'en une seule occasion (4 novembre 1973). Le mâle émettait de brèves séries de cris rythmiques (fig. 56 A). Au plus fort de l'excitation, il lançait toutefois ses alarmes de manière pratiquement continue (fig. 56 B). Ce faisant, il se tenait dans la même posture que

Tableau 9. — Caractéristiques des notes entrant dans la composition des cris roulés de *Pedilorhynchus comitatus* (2 individus différents).

	Individu A		Individu B	
	N	Moyenne ± écart-type	N	Moyenne ± écart-type
Durée (ms)	10	24,3 ± 4,74	20	14,3 ± 2,53
Fréquence minimale (Hz)	10	2766,7 ± 210,82	20	2782,3 ± 218,07
Fréquence maximale (Hz)	10	7866,7 ± 245,95	20	6478,2 ± 184,33
Intervalle (ms)	7	121,4 ± 2,11	17	68,4 ± 13,84

Source : MNHN, Paris

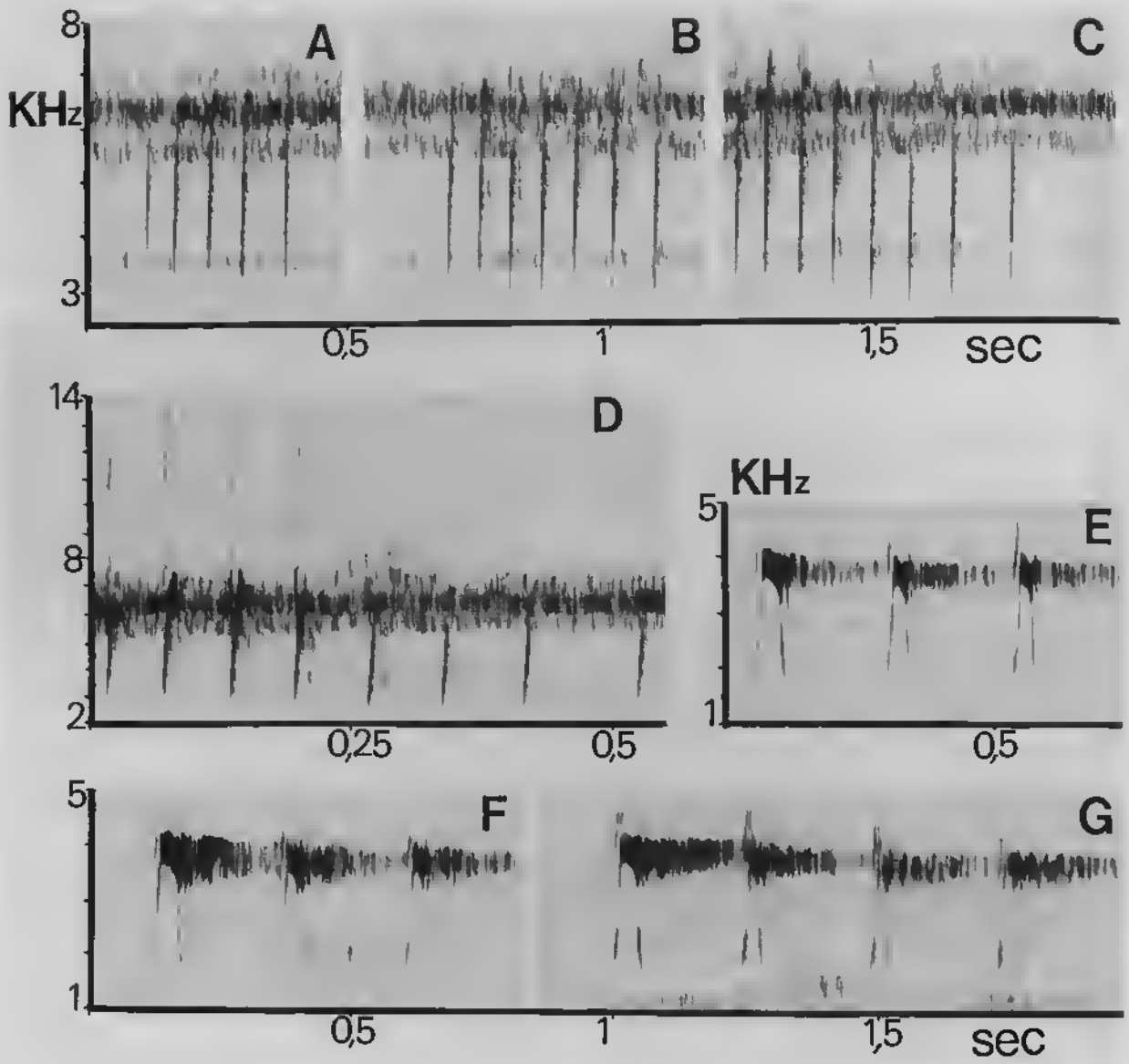


FIG. 55. — Cris roulés de *Pedilorhynchus comitatus*.

A-D concernent le même individu, C et D étant le même cri à deux échelles d'analyse différentes ; E à G se rapportent à un autre individu.

M. cassini (fig. 9 C), mais agitait les deux ailes, et étalait davantage les rectrices. La femelle émettait des cris étirés, vibrés (fig. 56 A et D), passant de l'attitude de la fig. 18 A2 à celle de la fig. 8 C, par un relèvement rapide de l'arrière-train et des rectrices fermées. Manifestement, ces comportements étaient dirigés vers les personnes présentes. Nous n'avons découvert aucun nid, ou jeune caché dans la végétation. Qu'il n'y ait pas eu de nid là, ni même dans les environs immédiats, cela est quasi certain. En revanche, en dépit de la présence, à nos côtés, de deux excellents chasseurs gabonais, remarquablement doués pour détecter les animaux, des oisillons venant tout juste de prendre leur envol auraient très bien pu nous échapper. Quand nous nous éloignâmes, les deux oiseaux poursuivirent leur « duo » de cris étirés.

Les cris rythmiques émis par le mâle sont des séries de 3 à 9 bruits blancs ; la durée unitaire

Source : MNHN, Paris

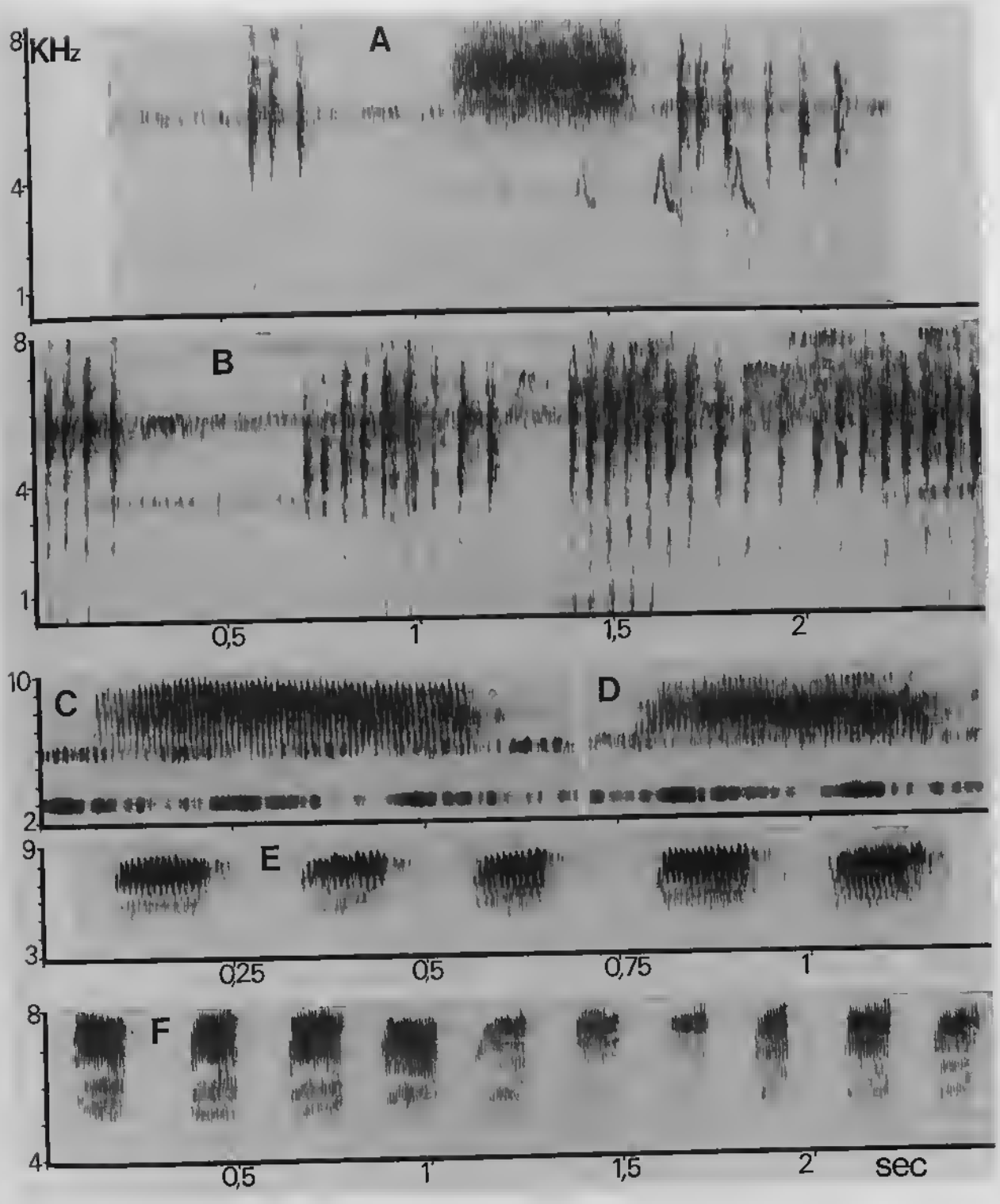


FIG. 56. — Alarme de *Pedilorhynchus comitatus*.
Cris rythmiques du mâle (A et B) ; cris étirés de la femelle (A et D) et du mâle (C) ; oiseau tenu en main (E et F). A, B et F sont analysés dans la gamme de fréquences 80-8 000 Hz, C, D et E dans celle de 160-16 000 Hz.

Source : MNHN, Paris

moyenne est de 23,1 ms (N = 60 ; σ = 3,70), et l'énergie apparaît, néanmoins, concentrée entre 4 et 6,5 KHz. Bien qu'irréguliers, les intervalles entre les notes successives d'une série ont une valeur moyenne de 67,6 ms (N = 47 ; σ = 15,75).

Les cris étirés et vibrés montrent une fréquence portante de 7 500 Hz, modulée avec une amplitude de 2 100 Hz et avec une fréquence de 120 Hz. Ceux du mâle sont plus longs que ceux de la femelle : 480-510 ms contre 330-400 (fig. 56 C et D).

Sur la fig. 56 E-F sont présentés les cris d'un oiseau tenu en main. Il s'agit de notes rythmiques, se succédant à un intervalle moyen de 252,7 ms (N = 13 ; σ = 20,05), d'une durée moyeune de 128,2 ms (N = 15 ; σ = 15,20) et dont la fréquence portante dominante, de 7 340 Hz, est modulée avec une amplitude de 1 000 Hz et une fréquence de 120 Hz. Leur timbre est nasillard, en raison de leur structure en harmoniques : l'énergie apparaît concentrée sur celles d'ordre 3 et, surtout, 4.

Nidification

Dans l'extrême Sud du Cameroun, ce gobemouche est donné reproducteur en février, mars, avril, juin, septembre, octobre et décembre (Bates, 1908, 1911 ; Sharpe, 1907) tandis que, dans l'Ouest, Serle (1954, 1965, 1981) le signale nicheur en avril, juin, juillet, août et décembre. Au Zaïre, sa nidification a été rapportée en mars et septembre (Chapin, 1953 ; Prigogine, 1978). En Ouganda, elle l'a été en juillet et octobre (Brown & Britton, 1980). Au Ghana, Grimes (1987) a observé la reproduction de ce gobemouche en janvier, mars, mai, juin et juillet. L'espéce apparaît donc nicheuse á longueur d'année, mais les citations concernent plus souvent la période des pluies que la saison séche.

Nous n'avons trouvé que trois nids occupés oú la ponte eut lieu en janvier pour l'un, en août pour les deux autres. Nous avons également examiné deux femelles collectées un 6 et un 18 février, en des années différentes, et dont l'autopsie montra qu'elles s'apprêtaient à pondre.

Toutes les descriptions du nid qui ont été publiées insistent sur le fait que celui-ci est toujours établi dans un ancien nid de tisserin (notamment de *Ploceus nigricollis* et *P. cucullatus*, mais aussi de *P. melanogaster*, ou de *Malimbus, fide* Grimes, 1987). De fait, ceux que nous avons observés étaient installés dans de vieux nids de *P. nigricollis* (2 fois) et de *P. cucullatus* (1 fois) qui étaient placés entre 2,5 et 4 m de hauteur, en bout de branche latérale d'arbustes. Les gobe-mouches ont cependant apporté, dans la bourse tissée par les *Ploceus*, des morceaux, larges de 1 cm, d'herbes et de limbes de feuilles qui constituent l'assise rudimentaire, sur laquelle est grossiérement moulée une coupe garnie de fines tigelles de graminées. Ç'est ce qu'ont également observé Bates (*loc. cit.*), Serle (*loc. cit.*) et Seth-Smith (1913).

Toutes les pontes signalées dans la littérature (sauf une mention de C/1 par Grimes, 1987, mais était-elle complète ?) et deux de celles que nous avons observées (la troisième, néanmoins complète, n'en comptait qu'un), comprenaient 2 œufs trés allongés, á fond vert olivâtre ou beige verdâtre, uniformément recouvert d'un lavis de trés fines taches et ponctuations indistinctes brun rouille à brun jaunâtre ou brun rougeâtre pâle, parfois plus dense en calotte au gros pôle. Les œufs mesurent environ 20-21 × 13-14 mm.

L'incubation est le fait de la femelle. Ses pauses, sur le nid, varient de 5 á 40 mn, et ses absences, pour s'alimenter, de 7 à 14 mn. Le mâle monte la garde dans le secteur et, par des vols d'intimidation qu'il accompagne de violents claquements de bec, chasse les oiseaux qui s'approchent trop de la couveuse. Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, des chants sont émis au cours de ces séances de surveillance. L'oiseau se tient alors face au nid, plumage gonflé, corps redressé, rectrices étalées ; il reléve la tête de maniére á mettre en évidence les plages blanches de sa gorge et de son ventre. Le mâle chante aussi en précédant sa partenaire quand il la raccompagne au nid et sur lequel il se perche : la femelle s'engouffre alors directement dans le goulet d'entrée. Durant l'incubation, les oiseaux ne chassent pas qu'autour du nid mais circulent sur leur territoire. Le mâle nourrit régulièrement la femelle : son apport alimentaire paraît conséquent, bien que nous n'ayons pas réuni suffisamment de données pour le quantifier. Nous ne savons pas combien de temps dure la couvaison, n'ayant pas pu suivre jusqu'au bout les nids découverts.

Les deux adultes participent au nourrissage des jeunes au nid. Alain Devez (comm. pers.) a

Source : MNHN, Paris

FIG. 57. — *Pedilorhynchus comitatus* nourrissant des jeunes au nid. Photo A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.

noté 43 apports de proies, en 283 mn d'observation continue à un nid contenant des oisillons de 3 jours (fig. 57). Le rythme des becquées n'était pas régulier, l'intervalle entre deux visites variant de 1 à 44 mn (moyenne : 6,7 mn ; $\sigma = 7{,}42$; $N = 42$), mais ce nid était près des habitations, et les oiseaux fréquemment dérangés par les allées et venues des villageois. Apparemment, mâle et femelle participent autant l'un que l'autre à l'alimentation de la nichée.

Les trois nids trouvés, qui étaient tous en zone habitée, ont subi une prédation, très probablement par l'homme, ou plutôt par les enfants des villages qui ont repéré nos activités et se sont empressés d'aller vérifier le contenu des nids, provoquant ainsi leur destruction.

MUE

D'après l'examen de 30 individus collectés au long de l'année, la mue complète paraît essentiellement s'effectuer entre la mi-mars et la mi-juillet, surtout en avril (mue centrifuge des rémiges et couvertures primaires, des rectrices et des couvetures secondaires, les rémiges secondaires étant renouvelées selon un mode centripète). Toutefois, des individus (4 sur 7 examinés,

Source : MNHN, Paris

dont seulement 2 en mue complète) changent leur plumage entre la première décade d'octobre et la mi-décembre. Cela signifierait-il que la minorité des oiseaux ayant réussi leur nidification en début de la petite saison des pluies, effectueraient leur mue durant celle-ci, contrairement à ceux qui auraient échoué et qui, demeurant en condition de reproduction, différeraient la leur jusqu'à la grande période pluvieuse suivante ?

ARTOMYIAS FULIGINOSA

La littérature ne nous renseigne guère sur la biologie de cette espèce ; elle apparaît même quasi muette sur sa reproduction. Cela doit tenir au fait que certaines conditions rendent très malaisée toute étude précise de l'écologie et des comportements de cet oiseau. En effet, celui-ci occupe des milieux perturbés, essentiellement dûs à l'activité humaine, difficilement pénétrables et fort variables dans le temps et dans l'espace. D'autre part, il se tient toujours dans la partie supérieure de la végétation arborescente et, s'il peut paraître facile à observer du sol quand il occupe ses postes de chasse, il devient presque impossible à suivre dans la totalité de ses déplacements qui l'entraînent sur les grandes surfaces qui caractérisent les domaines qu'il exploite.

Unité sociale

Le couple monogame ne semble pas de règle chez cette espèce. En effet, en éliminant les sujets manifestement juvéniles ou immatures d'après les caractéristiques de leur plumage, nous n'avons trouvé des unités sociales constituées de deux adultes que dans 16 cas sur les 31 où nous sommes (nos aides et nous) sûrs d'avoir observé tous les individus. Dans les 15 autres, trois oiseaux en livrée d'adulte demeuraient constamment regroupés. Nous ne sommes, hélas, pas en mesure de préciser si les individus surnuméraires étaient, ou non, des jeunes encore attachés à leurs parents : soit que le plumage adulte est acquis avant la maturité sexuelle, soit que des oiseaux physiologiquement aptes à se reproduire restent, sans le faire, avec leurs géniteurs. Nous ne pouvons pas non plus rejeter l'hypothèse de la simple polygamie. Faute d'avoir individualisé, par des marques distinctives, les partenaires des couples ou des trios, nous ignorons si ces formations sociales demeurent fixes, et les partenaires fidèles, d'une année sur l'autre : nous le suspectons, mais n'oserions l'affirmer.

Territorialité

Nous avons insisté plus haut sur la grande superficie des domaines vitaux de cette espèce (voir aussi Erard, 1987). Si les oiseaux en parcourent chaque jour la totalité, sauf durant la période où ils nichent, ils le font de manière très discontinue. Pendant des laps de temps qui varient de quelques dizaines de minutes à plusieurs heures, ils stationnent sur des surfaces de un à trois quarts d'hectare, passant de l'une à l'autre, d'un vol rapide et d'autant plus soutenu que ces zones sont éloignées. Tout se passe en fait comme si les oiseaux exploitaient, quotidiennement, de 8 à 10 taches irrégulièrement dispersées sur leur domaine, quelques-unes d'entre elles étant même régulièrement fréquentées à longueur d'année.

Le rythme d'activité paraît régulier au long du cycle annuel. Les oiseaux chassent sans cesse, tout au long du jour, jusqu'à la nuit tombante. Toutefois, durant les plus chaudes heures de l'après-midi, ils se calment, sans cependant interrompre leur quête alimentaire qui, néanmoins, se ralentit de manière appréciable : la cadence des actions de chasse par 20 mn qui, durant les phases actives, varie de 30 à 40, tombe alors à 3 à 5 seulement.

Les liens entre les partenaires semblent étroits. Dans les couples, les conjoints se maintiennent toujours à faible distance l'un de l'autre. Fréquemment, après avoir effectué un long vol (particulièrement papillonnant, d'une forme générale circulaire, mais d'un tracé très louvoyant qui, dans de nombreux cas, inclut des boucles), l'un des oiseaux, à l'évidence le mâle, approche l'autre en chantant, cherchant apparemment un

Source : MNHN, Paris

contact physique. Dans les trios, il est courant d'observer deux individus qui vont continuellement de pair et qui, souvent, se tiennent très près l'un de l'autre, parfois jusqu'à se toucher, effectuant alors des soins de toilette mutuelle ; le troisième demeure à l'écart, à quelques mètres des autres. Lorsqu'il existe des jeunes émancipés, ou presque (oiseaux en plumage tacheté), ceux-ci se tiennent au voisinage des sujets en livrée adulte, mais ne maintiennent jamais entre eux, ou avec les adultes, de contacts aussi étroits que ceux qui unissent les partenaires des couples, ou les membres de la paire, mentionnée ci-dessus, que l'on discerne dans les trios. Ceci nous incite fort à suspecter que les trios seraient, en fait, constitués d'un couple, augmenté d'un individu surnuméraire, jeune né lors d'un précédent cycle annuel.

Les domaines vitaux sont des territoires. À longueur d'année, leur accès est régulièrement défendu ; toute tentative d'intrusion de congénère est repoussée. La charge en revient essentiellement, pour ne pas dire exclusivement, au mâle.

La proclamation territoriale s'effectue de plusieurs manières, ou plutôt utilise divers signaux visuels et/ou acoustiques. Dans les habitats ouverts qu'ils fréquentent, les oiseaux occupent des perchoirs très élevés et dégagés où, presque continuellement, ils demeurent bien en évidence, et faciles à détecter à distance. Ils apparaissent d'autant plus aisément reconnaissables de loin que leurs comportements de chasse et surtout leurs battements verticaux des rectrices fermées, si particuliers, attirent l'attention, et s'avèrent caractéristiques de cette espèce, du moins de cette taille et dans ce milieu.

Deux types de battements des rectrices peuvent être distingués. Le premier correspond à des mouvements d'intention, au sens de DAANJE (1950). Les rectrices sont placées à 35° au-dessus de l'horizontale puis déprimées, dans une pulsation rapide et nerveuse. En général, les battements s'effectuent en série et se succèdent à de brefs intervalles. Ils sont exécutés avant des envols, durant la chasse, ou plus simplement, en signe d'excitation. Le second type montre un lent relèvement des rectrices de 70° par rapport à l'horizontale, suivi de leur rapide abaissement. Le mouvement paraît alors plus spasmodique, et moins fréquent dans sa répétition, que le précédent. Cette deuxième forme de battement se manifeste dans divers contextes. Ainsi, on l'observe après une action de chasse réussie, ou lorsque deux individus d'un même groupe se rapprochent. Quand les partenaires d'un couple, ou d'un groupe, sont éloignés, séparés les uns des autres par plusieurs dizaines de mètres, la fréquence des hochements augmente. Néanmoins, dans la majorité des cas, ces derniers sont davantage effectués par le mâle du couple ou par le leader du trio, notamment quand cet oiseau occupe des perchoirs particulièrement dégagés d'où il se détecte de fort loin. Ces mouvements des rectrices apparaissent comme des signaux visuels utilisés pour maintenir, d'une part, la cohésion du groupe familial et, d'autre part, les distances entre les unités sociales, donc les limites territoriales.

La défense territoriale ne commence véritablement qu'avec l'émission des cris, sifflés particuliers (voir *infra*), quand l'oiseau prend des postures semblables à celles illustrées sur la fig. 8 F et la fig. 39 B et C. Si l'intrus ne s'éloigne pas ou, au contraire, manifeste des velléités à se rapprocher, le tenant du territoire effectue, dans sa direction, des parades aériennes d'intimidation. Celles-ci rappellent certaines actions de chasse à longue portée, mais elles s'en distinguent par leur trajet bien plus long et qui comporte davantage de sinuosités. Le vol apparaît alors moins papillonnant que celui de cour mentionné plus haut, mais avec des battements d'ailes plus nerveux : de loin, l'oiseau évoque tout à fait une hirondelle du genre *Psalidoprocne*.

Dans le cas de défense particulièrement intense, quand les unités sociales en présence se trouvent à la limite de leurs cantons respectifs, les vols territoriaux deviennent très fréquents et s'accompagnent de vocalisations (sifflements et, occasionnellement, chants). Les autres adultes qui, normalement, restent en retrait des individus engagés dans la défense territoriale, peuvent également, à l'occasion, se livrer à des vols d'intimidation, mais jamais de façon aussi agressive : leurs démonstrations restent silencieuses. Nous n'avons jamais observé de jeunes ou d'immatures, du moins tant qu'ils demeurent reconnaissables à leur plumage, qui participaient de manière active à de telles manifestations. Nous n'avons jamais non plus assisté à des conflits à courte distance (à moins de 30-40 m), ce qui nous amène à penser qu'il existerait, entre unités voisines, un grand respect réciproque des limites territoriales de chacune.

Source : MNHN, Paris

Chez cette espèce, la défense territoriale s'effectue à l'aide de signaux visuels et acoustiques (ceux-ci renforçant ceux-là), suivant un gradient d'intensité croissante, selon qu'il s'agit d'une simple manifestation de présence, du maintien ou, au contraire, de l'accroissement des distances entre les antagonistes. La simple signalisation visuelle à distance (battements des rectrices) s'intensifie par l'émission des cris à longue portée, puis par les vols territoriaux, pour aboutir à des démonstrations aériennes riches en vocalisations, effectuées par le leader du groupe familial, mais auxquelles les autres membres peuvent participer. Une telle cohésion intragroupe ou, plus simplement, entre les partenaires du couple, nécessite des liens étroits et durables. Ceci nous fait d'ailleurs suspecter la pérennité des appariements.

Vocalisations

D'après la littérature, l'espèce passe pour silencieuse. En fait, personne ne s'est vraiment intéressé à ses émissions sonores. Il est certain qu'elle est relativement peu loquace, ne serait-ce que, comme nous l'avons expliqué plus haut, parce qu'une grande partie de sa signalisation territoriale, ou plus simplement entre les individus qui composent l'unité sociale, se fait par le canal visuel. Nous présentons ici les données que nous avons recueillies. Si elles ne sont certainement pas complètes, elles renseignent tout de même sur la nature et la diversité des sons émis par cet oiseau.

Cri de contact (fig. 58 A et B)

Il s'agit d'une note brève (65-70 ms), vibrée et descendante, dont la fréquence portante évolue entre 7 900 et 4 400 Hz et apparaît modulée avec une fréquence de 180 Hz et une amplitude de 1 350 Hz.

Ce cri est émis par tous les partenaires des couples et des trios, et sans doute aussi par les jeunes émancipés, mais nous ne disposons pas d'enregistrements pour le confirmer. Généralement, l'émetteur lance, par intermittence, ces notes isolées ou doublées, rarement en courte série rythmique, tout en effectuant des battements des rectrices du second type décrit plus haut. La fréquence d'émission de ces cris augmente quand les oiseaux sont dissimulés par des écrans de feuillage (par exemple individus de part et d'autre de la couronne d'un grand arbre). Le récepteur répond par le même cri et se met en évidence, soit en changeant de perchoir, soit en effectuant un vol louvoyant. Lorsque les oiseaux se voient (ou du moins, aux yeux de l'observateur, sont susceptibles de le faire), mais sont à 20-30 m l'un de l'autre, le récepteur répond par la même vocalisation, accompagnée ou non de hochements des rectrices.

Cris d'excitation (fig. 58 C-F)

Il s'agit d'une même note qui, selon le niveau d'excitation, est émise isolément, en courtes ou longues séries rythmiques. L'énergie acoustique apparaît concentrée entre 1 750 et 8 250 Hz. Les sonogrammes (cf. fig. 58 E) mettent en évidence les harmoniques d'ordre 3, 4 et 5, d'un son fondamental dont la fréquence portante varie entre 1 250 et 1 610 Hz. Cette note, d'une durée moyenne de 54,8 ms ($N = 11$, $\sigma = 2{,}48$) est un gazouillis descendant à modulation très complexe (fréquence de modulation : 180 Hz ; amplitude de modulation : 425 Hz).

Elle est émise isolément (fig. 58 C) : *a*) par un membre d'un couple ou d'un trio, lorsque son, ou l'un de ses partenaires, lance un cri territorial ; *b*) par un individu qu'un autre approche brusquement de très près en lui faisant face ; *c*) par un sujet qu'inquiète la présence de l'observateur. Dans le premier cas, l'émission du cri s'accompagne d'une série de hochements des rectrices du second type ; dans le deuxième, l'individu approché adopte la posture B de la fig. 8, ou C de la fig. 39 ; dans le troisième, l'oiseau effectue des battements de queue du premier type.

Les cris sont lancés de façon rythmique (fig. 58 D et F) dans divers contextes. Ce peut être par un individu qu'approche un partenaire et qu'il refuse en prenant des attitudes agressives qui rappellent beaucoup celles qu'illustrent la fig. 39 E et la fig. 18 C1. Ils sont également émis par les membres d'un couple ou d'un trio qui, tous ensemble, harcèlent en vol un prédateur potentiel (par exemple un *Tockus fasciatus*) qui passe près d'eux. Toutefois, nous les avons notés, le plus souvent, de la part d'oiseaux dont le partenaire se préparait à une défense territoriale active, à la vue d'une unité sociale voisine,

Source : MNHN, Paris

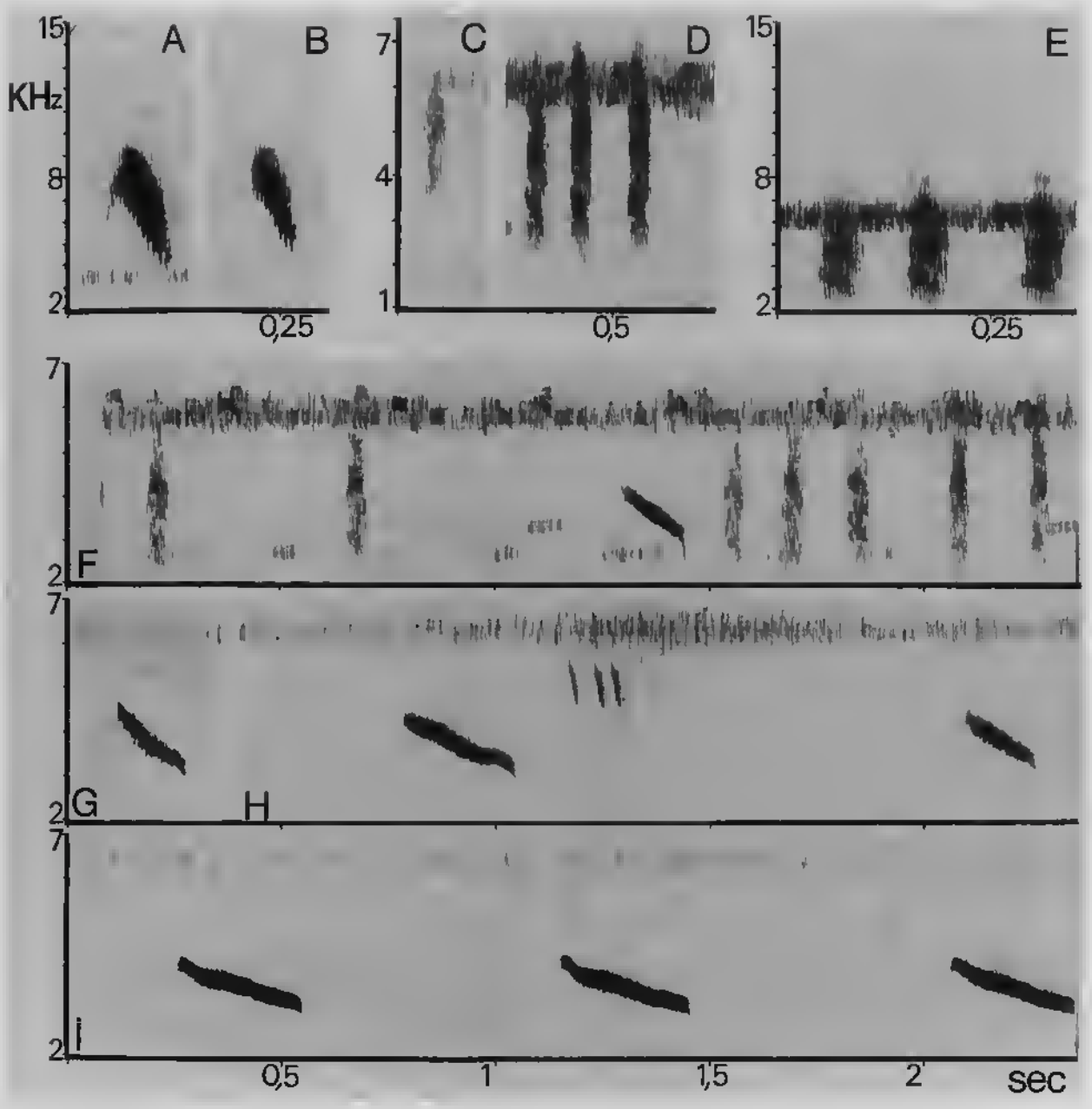


FIG. 58. — Cris d'*Artomyias fuliginosa*.
A-B : contact ; C-F : excitation ; G-I : espacement des unités sociales.
Les tracés A, B et E sont dans l'échelle 160-16 000 Hz, les autres en 80-8 000 Hz.

proche des limites du canton : la fig. 58 F montre les cris d'excitation d'une femelle dont le mâle émet une note à longue portée.

Cris assurant l'espacement des unités sociales (fig. 58 G-I)

Ce sont des notes sifflées descendantes qui portent très loin. Deux types de sons peuvent être reconnus : les brefs et les longs. Les premiers ont une durée de 150 à 170 ms, les seconds de 270 à 315 ms ; tous montrent une énergie concentrée entre un maximum compris entre 4 100 et 4 400 Hz, et un minimum entre 3 000 et 3 100 Hz. La fig. 58 G-I illustre ces deux types de cris. Ils sont susceptibles d'être émis en séries rythmiques, surtout le second ; ils deviennent

Source : MNHN, Paris

alors de véritables chants de proclamation territoriale comme ceux que nous avons décrits plus haut pour *Muscicapa sethsmithi*. Le même oiseau émet ces deux types de cris au cours de la défense du canton : ainsi G et H concernent un individu, F et I se rapportent à un autre.

L'émission de ces cris s'effectue dans les contextes de proclamation territoriale décrits plus haut. Les notes brèves, qui apparaissent en premier, indiquent un niveau encore faible de l'agressivité et maintiennent les adversaires à distance. Si ces derniers se rapprochent trop de la limite des cantons, les notes longues sont alors émises, leur répétition étant liée à un accroissement du niveau d'excitation de l'émetteur qui cherche à augmenter la distance qui le sépare du récepteur.

Cris du mâle accueillant la femelle (fig. 59 A)

Dans les relations entre les membres du couple, ou de la paire dans les trios (voir plus haut), on remarque que l'un des individus accueille fréquemment, par un cérémonial particulier, son partenaire quand celui-ci vient à courte distance de lui (en général, à moins de 2 mètres). Les observations en continu montrent que c'est toujours cet oiseau qui chante et qui effectue les proclamations territoriales et que nous considérons être le mâle. Quand son conjoint vient près de lui, il adopte une posture dirigée en oblique vers le bas : il se penche en avant, en même temps qu'il étale ses rectrices et entrouvre ses ailes, tout en émettant un cri bissyllabique. Nous n'avons réussi qu'une seule fois à enregistrer ces cris de salutation, qui paraissent, en fait, n'être que les premières notes d'un motif plus long qui constitue l'une des formes de chant de l'oiseau (comparer A à E sur la fig. 59).

Chant de cour (fig. 59 B-E et fig. 60-61)

Tous les chants que nous présentons ici ont été entendus de la part de mâles près de leurs femelles. Lors des manifestations territoriales, ils ne nous ont paru émis (par exemple celui illustré par la fig. 61 B) que lorsque la femelle participait aux vols démonstratifs effectués par son conjoint : le mâle ne chantait qu'en fin de parcours, juste avant de se poser près de sa partenaire. Ces vocalisations ne portent pas loin, du moins pour nous, auditeurs humains au sol, mais elles s'entendent tout de même à une bonne trentaine de mètres. Nous pensons que ces chants ne remplissent, fort probablement, qu'une fonction sexuelle dans les rapports entre les membres d'un couple ou d'un trio. Les conditions d'émission les plus fréquentes s'avèrent celles où les partenaires demeurent constamment rapprochés, et où le mâle cherche à venir le plus près possible de son conjoint, comme nous l'avons déjà mentionné. Quand il chante posé, le mâle ne prend pas, dans la majorité des cas, d'attitude particulière. Toutefois, au cours des longues phases de chant, qui peuvent durer plusieurs minutes, il adopte parfois une posture comme celle qui est représentée sur la fig. 8 C, en sautillant sur une grosse branche dégagée et en hochant rythmiquement ses rectrices à demi déployées.

La fig. 62 fournit quelques précisions sur les paramètres physiques du chant. D'après l'analyse de 172 notes, la gamme des fréquences utilisées apparaît fort large puisqu'elle va de 1 à 12 KHz, mais elle montre, toutefois, un mode bien marqué entre 4 et 6 KHz. Les notes présentent une durée unitaire moyenne de 81,3 ms ($N = 172$; $\sigma = 42{,}01$), et les intervalles, de l'attaque d'une note à celle de la suivante, une valeur moyenne de 184 ms ($N = 159$; $\sigma = 111{,}2$).

Nous attirerons l'attention sur la richesse en harmoniques (121 notes sur les 172 étudiées en présentent, soit 70,3 %) et sur l'utilisation fréquente de la double tonalité (43 % des notes).

Les sonogrammes B, D et E de la fig. 59 montrent la remarquable constance de l'un des motifs du chant d'un mâle qui se contentait, souvent, de n'émettre que ces quelques notes près de sa femelle, bien qu'à l'occasion, il lançât des phrases beaucoup plus longues, plus variées, mais incluant des reprises de certaines notes, voire des motifs entiers, comme le soulignent les tracés A et B de la fig. 60. Nous suspectons les motifs de la série B-E (fig. 59) de servir à la reconnaissance individuelle, malheureusement nous n'avons pas pu étudier aussi en détail les vocalisations d'un autre mâle.

Les sonogrammes A (= A de la fig. 60), B et C de la fig. 61 rendent compte de la variabilité interindividuelle du chant de cour.

Source : MNHN, Paris

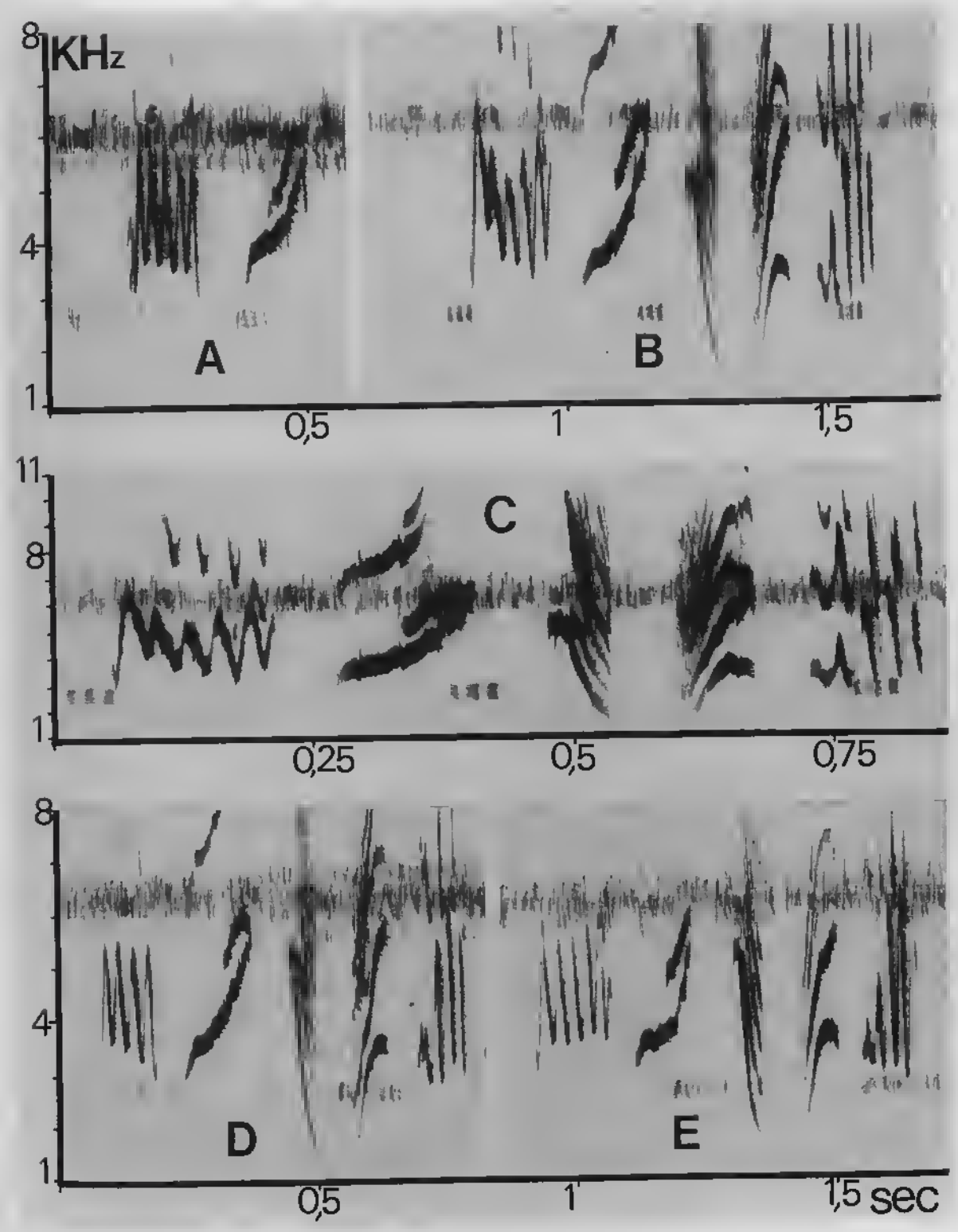


FIG. 59. — Vocalisations d'*Artomyias fuliginosa*.
A : cris du mâle accueillant la femelle ; B-E : chant de cour (même individu).
Le tracé C est en 160-16 000 Hz, les autres en 80-8 000 Hz.

Source : MNHN, Paris

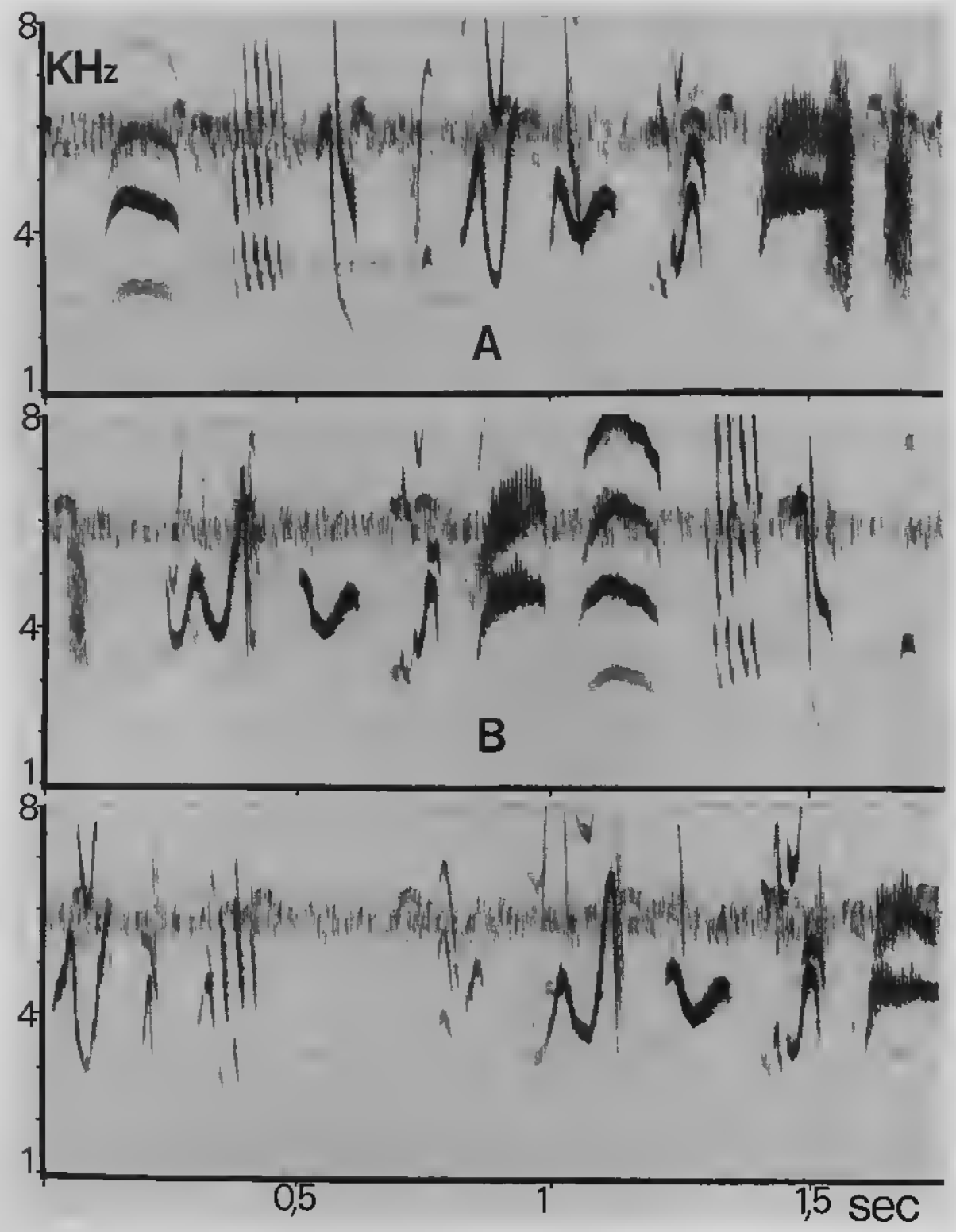


FIG. 60. — Chant de cour d'*Artomyias fuliginosa*.

A et B : deux chants du même individu. La séquence B est représentée sur deux lignes, le découpage temporel ayant été respecté. (Analyse en 80-8 000 Hz).

Source : MNHN, Paris

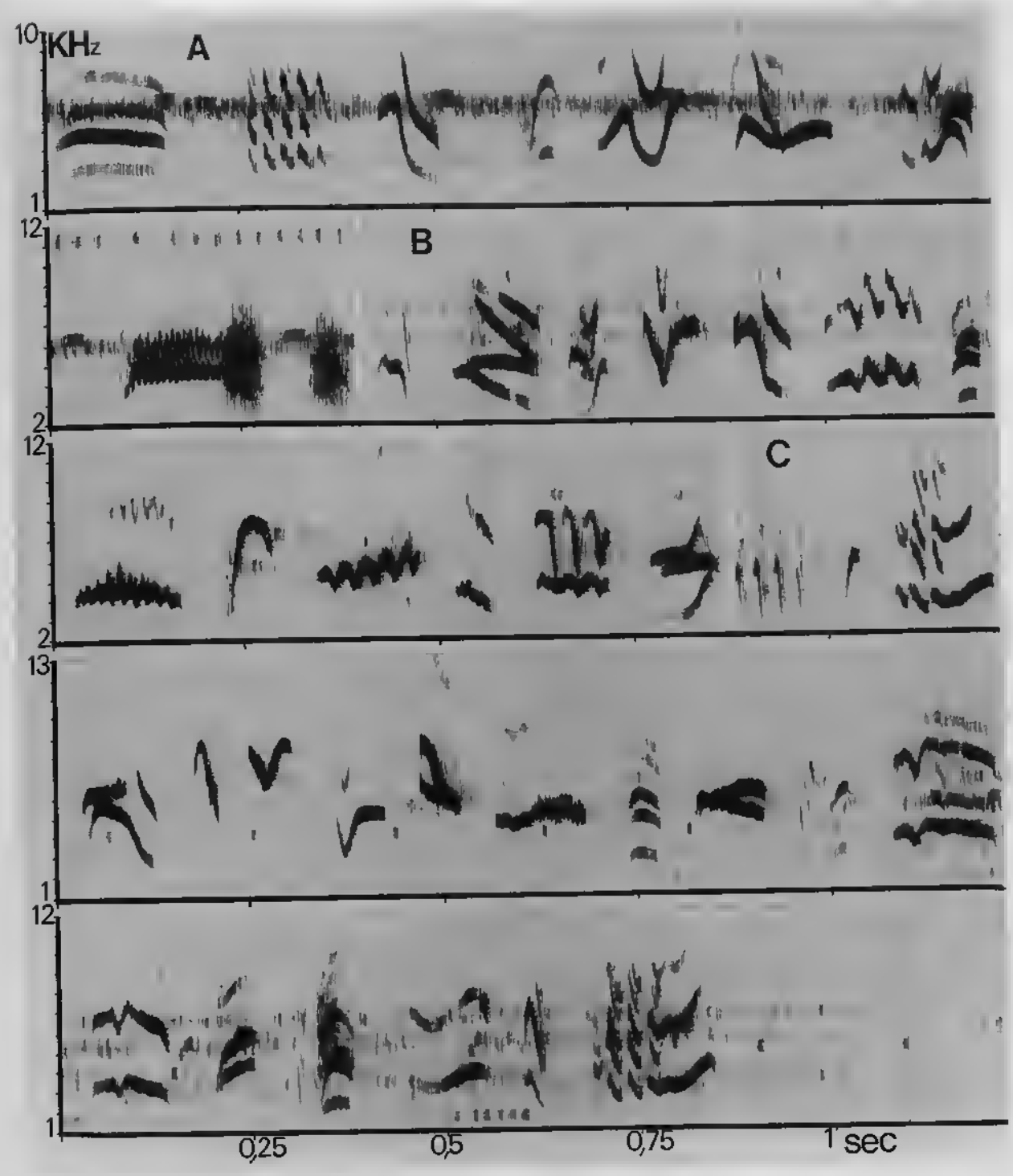


FIG. 61. — Chant de cour d'*Artomyias fuliginosa*.
A, B et C : trois individus différents (A correspond au chant A de la fig. 60).
(Analyses en 160-16 000 Hz).

Source : MNHN, Paris

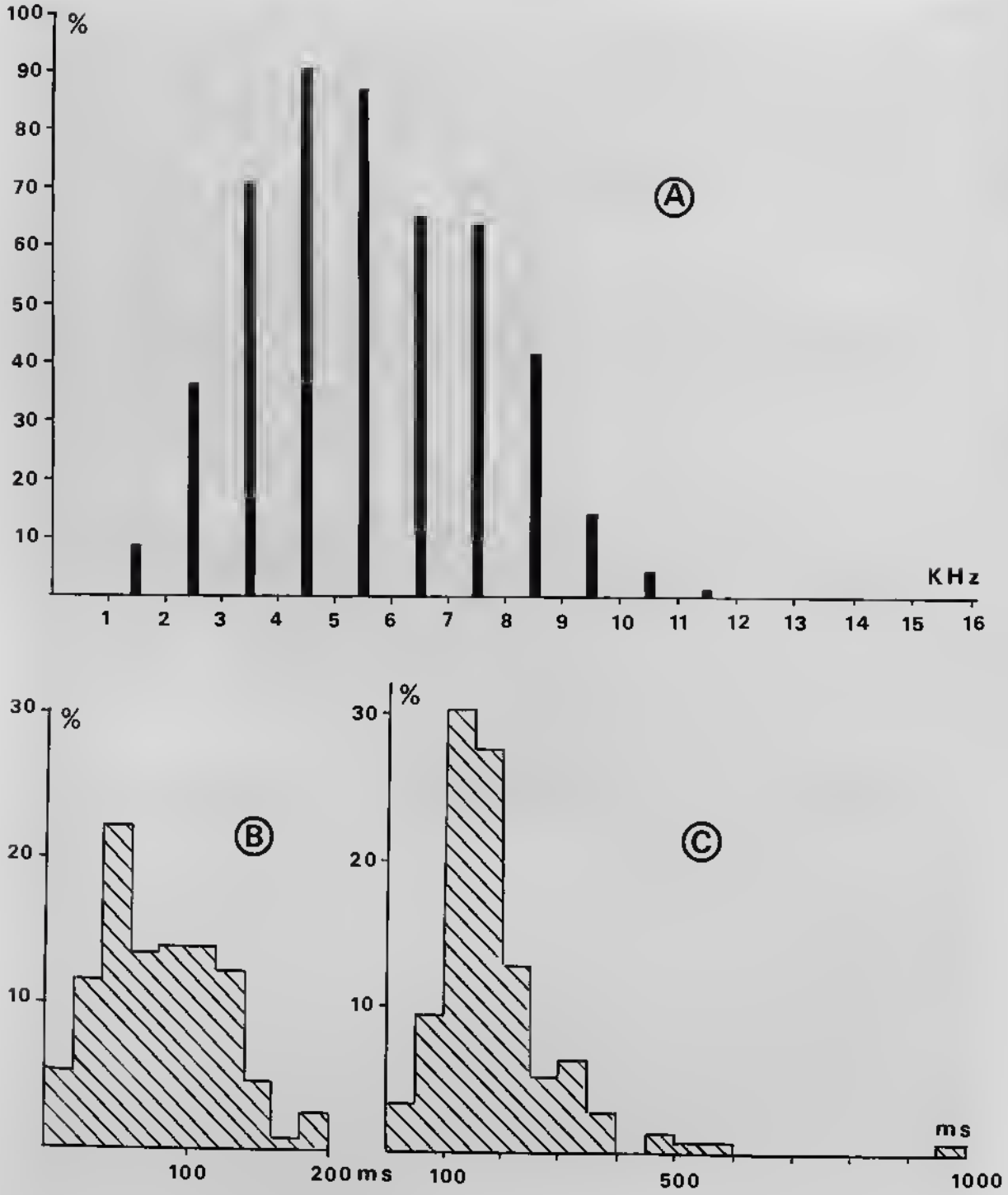


FIG. 62. — Paramètres physiques du chant d'*Artomyias fuliginosa*.
A. — Gamme des fréquences utilisées.
B. — Durée des notes.
C. — Intervalles entre notes (de l'attaque d'une note à celle de la suivante).

Source : MNHN, Paris

Nidification

La littérature ne nous apprend pas grand chose sur la reproduction de cette espèce. Au Zaïre, d'après l'examen des gonades des spécimens collectés, Chapin (1953) pense que la nidification s'étend sur toute la période des pluies, avec peut-être une interruption durant la saison la plus sèche. Dans le Sud du Cameroun, Bates a obtenu des oiseaux en plumage juvénile en mars (recueilli sous un grand arbre, après une tornade), juin et novembre (Bates, 1905 ; Sharpe, 1907), tandis que Serle (1965) mentionne une femelle en livrée tachetée un 25 décembre et, un 14 mai, une autre, adulte dont l'ovaire montrait des cicatrices manifestement dues à une ponte récente de deux œufs. Le seul nid trouvé l'a été au Nigéria, le 17 mai 1938 par H. F. Marshall (*in* Bannerman, 1951). On pourrait donc suspecter que l'espèce nichât en saison des pluies, mais force est de reconnaître que le matériel à disposition (individus en plumage juvénile et examen macroscopique des gonades) n'est guère adéquat pour avancer une telle conclusion.

Au Gabon, nous avons recueilli quelques données : trois observations (deux de nids occupés et une de jeunes venant de le quitter) témoignant de pontes déposées fin septembre ou début octobre, une construction de nid (sans lendemain) un 23 mars, et une femelle, collectée un 23 février, dont l'ovaire et l'oviducte, très dilatés, indiquaient vraisemblablement une ponte récente. Ces dates concernent le début des deux périodes pluvieuses.

Le nid trouvé par Marshall (*in* Bannerman, 1951) était placé au bout d'une fine branche d'un arbre, à une hauteur d'environ 6 m. Il s'agissait d'une coupe peu profonde, en mousse, herbes et radicelles. Il contenait deux œufs qui furent détruits lors de la collecte, de sorte qu'il fut impossible de les décrire.

Les trois nids que nous avons observés étaient tous hors d'atteinte. L'un était placé à 12 m de hauteur sur un pylône de ligne à haute tension, dans l'assemblage ouvert des pièces métalliques qui maintiennent les extrémités des poutrelles qui supportent les câbles. Il était logé dans une encoignure et, vu du bas, consistait en un amas très serré de fibres végétales, de mousses, d'herbes sèches, de tiges de graminées et de radicelles, le tout lié avec des toiles d'araignées ; il était somme toute très réminiscent de celui du Gobe-mouche gris européen. Le second était situé à une hauteur d'environ 35 m, sur une enfourchure, un peu avant l'extrémité d'une grosse branche latérale d'un arbre de 40 m. Il paraissait relativement plat et, surtout, construit en mousses et herbes sèches. Le troisième, en cours d'élaboration, occupait une situation fort semblable à celle du précédent : une dépression à la base d'une large fourche à trois brins, aux trois quarts distaux d'une branche maîtresse, à 30 m de hauteur, dans un émergent de 40 m. Les oiseaux apportaient des fibres végétales et de la mousse.

Ce dernier nid, découvert un 23 mars, était construit par un trio d'oiseaux en plumage d'adulte. En fait, seuls deux individus transportaient des matériaux et façonnaient la coupe. Le troisième les accompagnait, chantait de temps à autre et, surtout, surveillait et défendait activement les alentours, dans un rayon de 15 m. Il fut ainsi observé repoussant un *Stizorhina fraseri*, des *Psalidoprocne nitens* et *P. petiti* qui volaient dans ce secteur, et des *Tockus fasciatus* qui cherchaient à se poser dans les parasoliers en contrebas. Les constructeurs allaient récolter leurs matériaux non loin de là, en lisière de forêt, et pouvaient, en permanence, être individuellement suivis. L'un dominait manifestement l'autre. Il se voyait toujours céder la place au nid et, lorsqu'il y était, il se redressait, en soulevant spasmodiquement ses ailes quand l'autre paraissait vouloir s'approcher. Non seulement près du nid, mais aussi dans les arbres voisins, le dominé cherchait le contact de l'autre. Il s'en rapprochait, de biais, en adoptant une posture bossue (tête rentrée dans les épaules, tarses fléchis), tout en hochant les rectrices ; le dominant tendait alors la tête vers lui, en ouvrant largement, mais lentement, son bec.

Toutefois, comme nous l'avons indiqué plus haut, cette construction du nid par un trio ne fut pas poursuivie. Les oiseaux restèrent ensemble mais, entre les derniers jours de mars et le 21 mai, date de notre départ, ils ne montrèrent plus aucune velléité de nidification, manifestement pris par la mue.

Ces relations entre ces deux oiseaux qui construisaient, notamment le fait que le dominé cherchait souvent le contact de l'autre, nous ont fait suspecter que ce trio était en fait composé

Source : MNHN, Paris

d'un couple et de son jeune, né au cours d'un cycle annuel antérieur.

Faute d'avoir eu accès au nid où nous aurions pu les voir, les œufs de cette espèce demeurent non décrits. L'incubation est assurée par la femelle seule, du moins au nid où nous avons pu l'observer et qui concernait un couple, non pas un trio. Toutefois, sur le domaine de ce couple, deux autres individus étaient de temps à autre présents, des immatures d'après leur plumage : certainement des jeunes de l'année précédente. La couveuse alternait des phases d'incubation de 10 à 20 mn, parfois jusqu'à 45 mn, et des absences de 5-10 mn, quand elle allait rejoindre son conjoint pour chasser. Nous n'avons jamais observé le mâle nourrissant sa partenaire : son rôle ne paraissait consister qu'en la surveillance régulière des abords du nid. La durée d'incubation est inconnue. Nous pouvons seulement dire qu'elle s'étend au moins sur 14 jours.

À ce nid, les deux adultes apportèrent de la nourriture aux jeunes pendant 13 jours. Apparemment, la nichée se composait de deux oisillons, dont nous apercevions les becs lors des nourrissages. Nos séances d'affût, totalisant 455 mn, ne montrèrent pas de variation de la cadence des becquées au long de la période d'élevage au nid : en moyenne un apport de nourriture chaque 5,4 mn. Notons qu'une becquée comportait certainement plusieurs proies car les oiseaux qui arrivaient au nid, présentaient un renflement mentonnier très suggestif. Nous remarquerons aussi que le mâle venait significativement moins souvent que la femelle : 53 visites de celle-ci, contre 31 de celui-là.

À un autre nid, contenant de gros jeunes (apparemment 3, d'après ce que nous pouvions voir du sol), mais où nous n'avons pas pu réaliser de longues observations, nous avons constaté, lors de deux visites à quatre jours d'intervalle, que la nichée était régulièrement nourrie par 5 individus différents : 3 en plumage d'adulte et 2 immatures d'un an. Les adultes effectuaient toutefois davantage d'apports alimentaires : 5 arrivées d'adulte pour 1 d'immature.

Le nourrissage des oisillons se prolonge longtemps hors du nid : nous avons observé un minimum d'un mois et demi. Toutefois, dès la troisième semaine après leur envol, les jeunes montrent certaines dispositions à chasser, à courte distance de leur perchoir. Chez cette espèce, l'efficacité des jeunes à se nourrir par eux-mêmes dépend vraisemblablement autant, sinon plus, du temps nécessaire à l'acquisition d'une parfaite maîtrise mécanique et physiologique des divers types de vol indispensables à cela, que de la faculté d'apprentissage des catégories de proies et des modalités de leur capture.

Mue

La mue annuelle, complète, s'effectue entre la mi-mars et la fin mai, selon le mode classique centrifuge pour les rémiges primaires, centripète pour les secondaires. C'est également dans cette même période de mue, dans la seconde moitié de la saison des pluies, après la reproduction, que s'inscrivent les quelques données disponibles du Sud du Cameroun (examens de spécimens en collection).

STIZORHINA FRASERI

En dépit de sa relative abondance, voici encore une espèce sur laquelle la littérature ne fournit guère d'informations biologiques : quelques dates de nidification, et des descriptions de vocalisations, ou des onomatopées. Nos données, bien qu'encore incomplètes, apportent un certain nombre de précisions nouvelles sur l'écologie et le comportement de cet oiseau.

Unité sociale

L'observation, notamment celle d'oiseaux porteurs de bagues colorées qui autorisent une reconnaissance individuelle, montre que cette espèce vit par couples, la monogamie étant de règle. À l'évidence, les partenaires sont généralement appariés de manière définitive, la sépara-

Source : MNHN, Paris

tion n'intervenant donc essentiellement qu'á la mort de l'un des conjoints. Des relations comportementales trés étroites, surtout acoustiques, existent entre les membres d'un couple et assurent le maintien des liens entre les partenaires.

Territorialité

Nous avons indiqué ailleurs (Erard, 1987) que chaque couple occupe un domaine vital d'environ 4 ha. Il s'agit en réalité d'une zone défendue, donc d'un territoire. Toutefois, la proclamation et la défense territoriales, bien que principalement effectuées par le mâle, ne sont pas l'apanage de celui-ci, puisque la femelle y participe couramment.

La proclamation s'effectue par le canal acoustique. Elle est essentiellement assurée par le mâle qui patrouille sur le territoire et émet, de temps á autre, des séries de cris rythmiques (cf. *infra*), auxquels la femelle fait parfois écho. Ces vocalisations s'entendent du lever du jour à la tombée de la nuit. Elles sont émises á toutes les heures de la journée, avec une fréquence qui apparaît plus grande le matin et, surtout, en fin d'aprés-midi, si l'on considére l'ensemble de la population. En revanche, lorsqu'on prend les individus séparément, elles le sont réguliérement entre les phases d'activité alimentaire, avec cependant une période plus calme en début d'aprés-midi, suivie d'une recrudescence qui culmine dans les derniéres heures du jour.

Systématiquement, quand une ronde d'insectivores se rapproche de leur canton, les mâles lancent leurs vocalisations territoriales. Ici encore, les femelles peuvent leur faire écho, et même plus couramment que lorsqu'ils circulent durant les accalmies de leur recherche alimentaire. Si, quand il patrouille, l'oiseau émet ses chants sans adopter d'attitude particuliére, en revanche, á l'approche d'une bande plurispécifique d'insectivores, il prend des postures d'alerte (cf. fig. 63 A et H), tout en effectuant des pivotements latéraux, des ouvertures et fermetures spasmodiques des rectrices externes, et des battements rapides des poíntes des ailes.

Que soit perçue une phonorèponse (cri d'espacement, cri de refoulement, ou chant de reconnaissance ; cf. *infra*), ou simplement le mouvement d'un autre individu, la défense territoriale devient active : si l'oiseau émettait des chants de proclamation territoriale du premier type (notes pures, cf. *infra*), il passe á ceux du second type (notes vibrées). Plusieurs scénarios s'avérent possibles.

(1) Dans le cas le plus simple, l'individu *A*, tenant d'un territoire, entend, sans le voir, un autre individu *B* qui crie á distance, en s'éloignant ou, du moins, sans se rapprocher. *B* est chez lui. *A* émet alors de longues séries de cris rythmiques d'espacement du premier et, surtout, du second type, adoptant les postures H, I ou J de la fig. 63, tout en circulant activement sur une surface d'un quart à un demi hectare, et en direction de son adversaire, lequel répond, généralement, par un comportement de même nature.

(2) Les circonstances initiales sont les mêmes qu'en (1), mais *B* a transgressé les limites territoriales, et se trouve donc sur le canton de *A*. Ce dernier lance alors des cris d'espacement du second type, puis des cris de refoulement (cf. *infra*), tout en prenant l'attitude illustrée sur la fig. 63 K, accompagnée de « tics » nerveux d'ouverture et fermeture rapides des rectrices externes ; puis, très vite, il s'élance vers l'intrus. La situation devient alors l'une de celles décrites ci-dessous en (4), (5) ou (6).

(3) *B* est dans le centre de son territoire, mais se rapproche de *A* qui l'entend mais ne le voit pas. *A* émet alors des séries de cris de refoulement, dans la posture K (fig. 63), puis il vient se placer en limite de canton, avec des attitudes intimidatrices, les plumes du vertex trés hérissées, et le corps montrant un aplatissement dorso-ventral (fig. 63 P), ou avec les poignets écartés et les ailes tombantes qui laissent alors apparaître la zone claire des vexilles internes des rémiges (fig. 63 Q). Quand *B* est retourné dans l'intérieur de son territoire ou, du moins, s'est calmé, *A* reste en surveillance dans le secteur (postures B et E de la fig. 63), durant quelques minutes, voire jusqu'à une vingtaine, selon l'intensité de la phonoréponse de *B*.

(4) Les deux adversaires sont chacun chez soi, á la limite de leurs territoires respectifs ; ils se voient mais se tiennent à plus de 10 m l'un de l'autre. *A*, dans la posture K de la fig. 63, émet des séries de cris d'espacement du second type, puis passe à ceux de refoulement, en prenant cette fois des attitudes de menace (fig. 63 N) ou d'intimidation (fig. 63 P et Q). Si *B* demeure silencieux, sans quitter les lieux, et si *A* est un

Source : MNHN, Paris

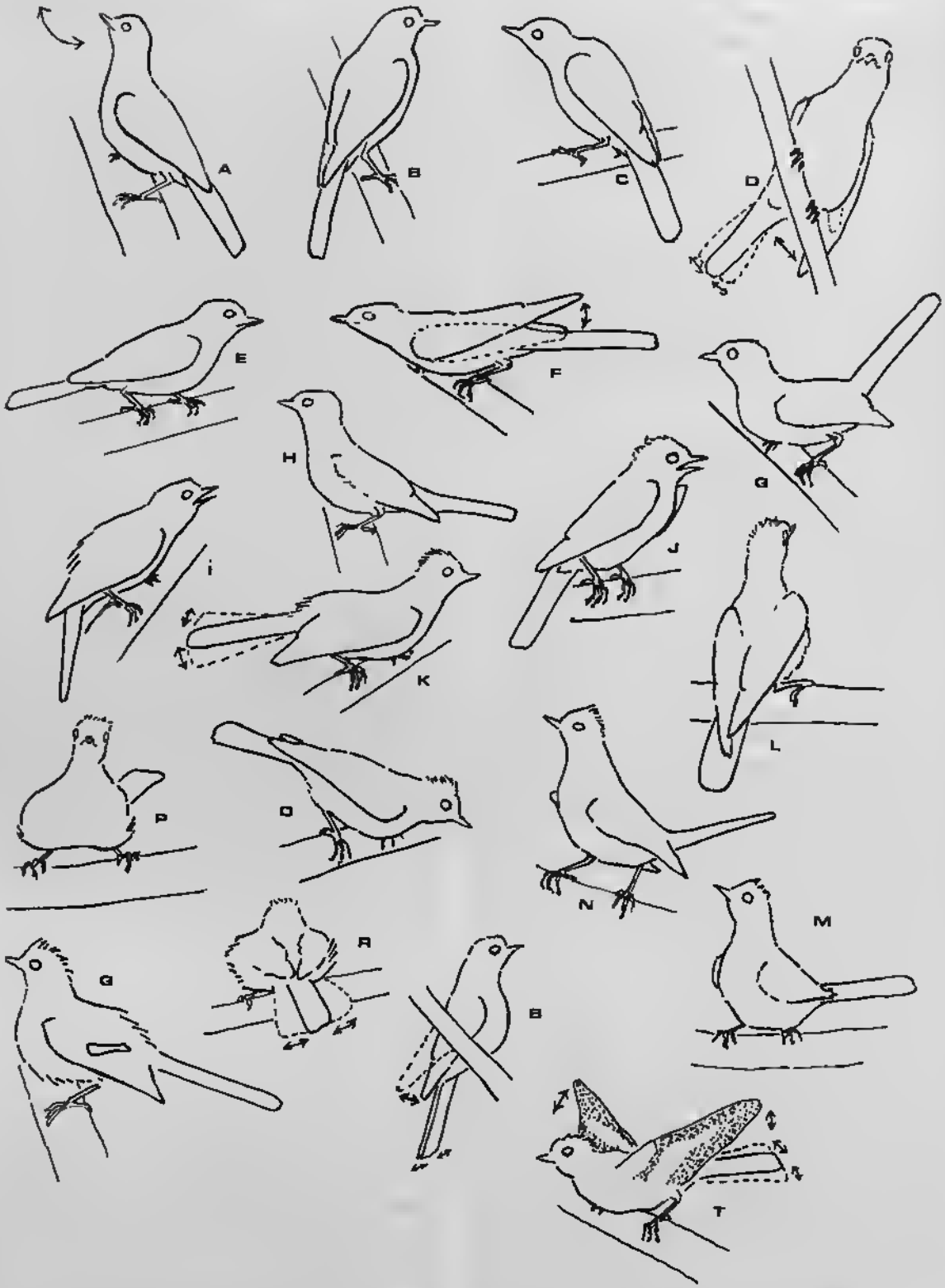


FIG. 63. — Comportements posturaux de *Stizorhina fraseri* relatifs à l'inquiétude, l'alerte, l'alarme, la proclamation et la défense territoriales (cf. texte).

Source : MNHN, Paris

mâle, ce dernier peut alors faire entendre des chants de reconnaissance (voir plus loin). Toutefois, le plus fréquemment, les adversaires s'observent mutuellement dans les positions B ou C de la fig. 63, en se tournant le dos ou, du moins, en « regardant » dans une autre direction (« facing away » des auteurs anglo-saxons). Il leur arrive aussi de se livrer à des activités à vide de chasse, ou d'accentuer certaines composantes des prises alimentaires réelles : notamment les déploiements des ailes et des rectrices latérales (exposition des zones claires du plumage) et le claquement de bec lors de la capture de la proie.

(5) La situation est la même qu'en (4), mais *B* crie (notes d'espacement ou, plus agressif, de refoulement). *A* intensifie alors ses cris de refoulement, tout en se plaçant bien en évidence, dans des postures de menace et d'intimidation (fig. 63 M, N, O, P et Q). Il se déplace aussi en tous sens, exhibant les zones claires de son plumage au cours de vols louvoyants et bruyants, où les ailes sont ramenées très haut, exposant ainsi les dessins contrastés de leur face inférieure. De courtes séries de claquements de bec, rapides et secs, sont effectuées, tant au posé qu'en vol.

(6) Les deux opposants sont visibles l'un de l'autre, *B* a franchi les limites territoriales et se trouve chez *A*. Ce dernier, que *B* soit ou non silencieux, réagit par des comportements de combat : émettant des cris de refoulement, il adopte des postures d'intimidation ou de menace (fig. 63 N, O, P, Q), voire de combat (fig. 63 T), accompagnées de sautillements latéraux sur le perchoir. S'il ne s'esquive pas, *B* répond par les mêmes vocalisations et postures. Toutefois, certaines composantes de fuite apparaissent : ainsi *A* prendra-t-il les attitudes N ou O, tandis que *B* se tiendra dans la posture M, où les tarses sont fléchis et les ailes resserrées. Si *B* se refuse à quitter rapidement les lieux, *A* l'attaque dans des vols vrombissants, au cours desquels il développe, au maximum, les surfaces claires de ses ailes et de ses rectrices, claquant vigoureusement du bec, par courtes rafales. Il alterne ainsi les manifestations agressives aériennes et au posé. Sur son perchoir, quand son excitation est très forte, on l'observe qui mordille le support, mais il n'est pas toujours aisé, dans ces conditions, de distinguer une morsure réelle d'un nerveux essuyage du bec : agressivité redirigée ou comportement de substitution dans une situation conflictuelle due à un adversaire qui refuse de partir ? Fréquemment, entre deux attaques, les adversaires s'observent mutuellement : *A* et *B* prennent alors respectivement les postures R (intimidation, avec ouvertures et fermetures rapides des rectrices latérales) et S (avec des « tics » des rectrices et des mouvements spasmodiques des pointes des ailes) de la fig. 63. Là encore, la soumission d'un individu à un autre se traduit par des détournements de tête et des présentations du dos. Quand les adversaires sont ainsi à courte distance l'un de l'autre, et que *B* se refuse à partir, on voit apparaître, chez *A*, des postures caractérisées par une assymétrie latérale (fig. 63 L), la partie du corps la plus relevée se trouvant tournée vers l'opposant. Ce type d'attitude introduit habituellement des parades sexuelles (cf. *infra*) et c'est, de fait, dans un tel contexte qu'on le note chez les passereaux (ANDREW, 1961).

Ainsi que nous l'avons précisé plus haut, ces manifestations sont, pour la plupart, le fait du mâle. La femelle intervient en phonoréponse à son partenaire lorsque celui-ci émet de longues séries de cris d'espacement ou de refoulement. Elle participe aussi, de manière active, à la défense territoriale quand, isolée, elle établit un contact vocal, ou visuel, avec un individu autre que son conjoint. Il importe de noter ici que les cris d'espacement du premier type jouent un rôle, non seulement dans la proclamation territoriale, mais aussi dans la localisation permanente des partenaires les uns par rapport aux autres. Les observations d'oiseaux marqués, avec des bagues de couleur, nous ont montré que les réactions territoriales entre deux femelles pouvaient, au moins à l'occasion, être aussi vives qu'entre deux mâles. Les rencontres territoriales d'individus de sexes différents paraissent moins violentes, du moins au début, car le mâle de la femelle en cause vient, très vite, s'immiscer dans la rixe, et prend la relève de sa partenaire. Dans ce genre de situation, de même que lorsque deux mâles, qui patrouillaient, ont pris contact et se querellent, les femelles se tiennent généralement à l'écart, sur leurs territoires respectifs.

L'observation d'oiseaux porteurs de bagues colorées nous a révélé qu'en forêt naturelle, le territoire demeurait, à peu de choses près, constant tout au long du cycle annuel et d'une année sur l'autre. Son centre de gravité apparaît fixe, mais ses pourtours fluctuent un peu, en fonction

Source : MNHN, Paris

des renouvellements dans les couples qui s'opérent çá et lá, en rapport avec la mortalité.

Quand la femelle disparaît, le mâle attire une autre partenaire sur son territoire qui reste inchangé. Nous avons, une fois, noté le cas oú le mâle s'est trouvé éliminé : sa conjointe s'est maintenue sur place jusqu'à ce qu'elle se soit appariée avec un nouveau mâle lequel a repris á son compte le territoire de son prédécesseur. Nous ne savons pas si ce comportement est ou non de règle chez cette espèce.

Toute la superficie du territoire est parcourue chaque jour. Les partenaires se tiennent le plus souvent à 30-40 m l'un de l'autre et maintiennent entre eux des contacts visuels et, surtout, acoustiques : cris d'espacement du premier type et chants de reconnaissance, ces derniers étant principalement émis durant les phases de repos. L'exploitation du milieu se fait soit de manière intensive sur de petites surfaces de 0,2 à 0,3 ha, irrégulièrement réparties, soit de manière plus diffuse dans des zones de 1 à 1,8 ha où les oiseaux circulent durant quelques heures (souvent ils accompagnent alors des rondes). Cependant, il existe toujours une zone préférentielle d'environ 1,5 ha, autour de laquelle les oiseaux se dispersent en permutant leurs rayons d'action, au cours de la journée et, surtout, d'un jour à l'autre.

Vocalisations

Comparativement á *S. finschi* du bloc guinéen (cf. les notes de Walker, 1939 et de Marchant, 1942), les vocalisations de *S. fraseri* n'ont guére été étudiées dans le détail. Bates (*in* Sharpe, 1907) parle d'un cri binaire et d'une répétition monotone de cinq syllabes qui sonne comme le chant de *Terpsiphone viridis*. Chapin (1953) mentionne une série ascendante de trois notes (parfois quatre) lentement sifflées et qu'il rend par « wheee wheee wheee » (prononciation anglaise) en remarquant que l'ensemble est plus perçant que musical et il rapporte aussi un « tie-tie-tie-tie-tie » sifflé, prolongé et sur un seul ton. Ces descriptions correspondent aux notes prises en Angola par Heinrich (1958) et sur l'île de Bioko par Eisentraut (1973). Récemment, Chappuis (1978) a fourni des enregistrements des principaux chants et cris, ceci dans la très utile et intéressante optique d'une comparaison avec *S. finschi* et les deux *Neocossyphus*. Nos données personnelles autorisent une présentation plus détaillée et un élargissement de l'inventaire des vocalisations usuelles de l'espéce, du moins de celles dont les enregistrements étaient analysables.

Cris des jeunes

Deux situations doivent être distinguées :

a) *Les oisillons sont dans le nid*

Au nid oú nous avons pu observer des jeunes, ceux-ci émettaient des cris modulés sur un rythme régulier quand l'un des adultes venait les nourrir. Il s'agissait de notes pulsées à modulation de fréquence complexe (fig. 64 A et B). La fréquence portante variait entre 4 000 et 6 250 Hz. Manifestement, les deux jeunes criaient ensemble, mais sans que nous puissions dire qui émettait quoi. Les sonogrammes montrent des notes dont la fréquence maximale est de 5 950 Hz et d'autres oú elle n'atteint que 5 450 Hz, cependant rien ne nous autorise à identifier ces différences à des caractéres individuels. En revanche, la synchronisation des cris de chaque oisillon, émis en alternance, est remarquable. Ainsi, à partir des tracés A et B (fig. 64), nous obtenons une durée moyenne de 414,5 ms ($N = 8$, $\sigma = 22{,}83$) pour les silences, de 100,3 ms ($N = 10$, $\sigma = 7{,}46$) pour les notes et de 514,6 ms ($N = 8$, $\sigma = 22{,}31$) pour les intervalles de l'attaque d'une note à celle de la suivante.

b) *Les oisillons sont hors du nid*

Le type de cri que nous présentons maintenant (pour une illustration sonore, cf. le disque publié par Chappuis, 1978) concerne des jeunes qui, aprés leur envol, suivent leurs parents, ou des oisillons emplumés que l'on sort du nid et que l'on dépose dans la végétation. Il s'agit d'un long trille qui dure de 640 à 870 ms, dont la fréquence portante, qui varie entre 2 400 et 4 500 Hz, est modulée avec une fréquence de 40 á 70 Hz et une amplitude qui fluctue au cours de l'émission entre 120-200 et 475-580 Hz. Ce signal peut présenter des harmoniques (fig. 64 G). On remarquera qu'il montre, au début et á la fin, une forte réduction d'intensité, caractère qui le rend difficile á localiser (Marler, 1955).

La variabilité intra-individuelle apparaît relativement faible (fig. 64 E). En revanche, le cri de chaque oisillon se distingue par des caractéris-

Source : MNHN, Paris

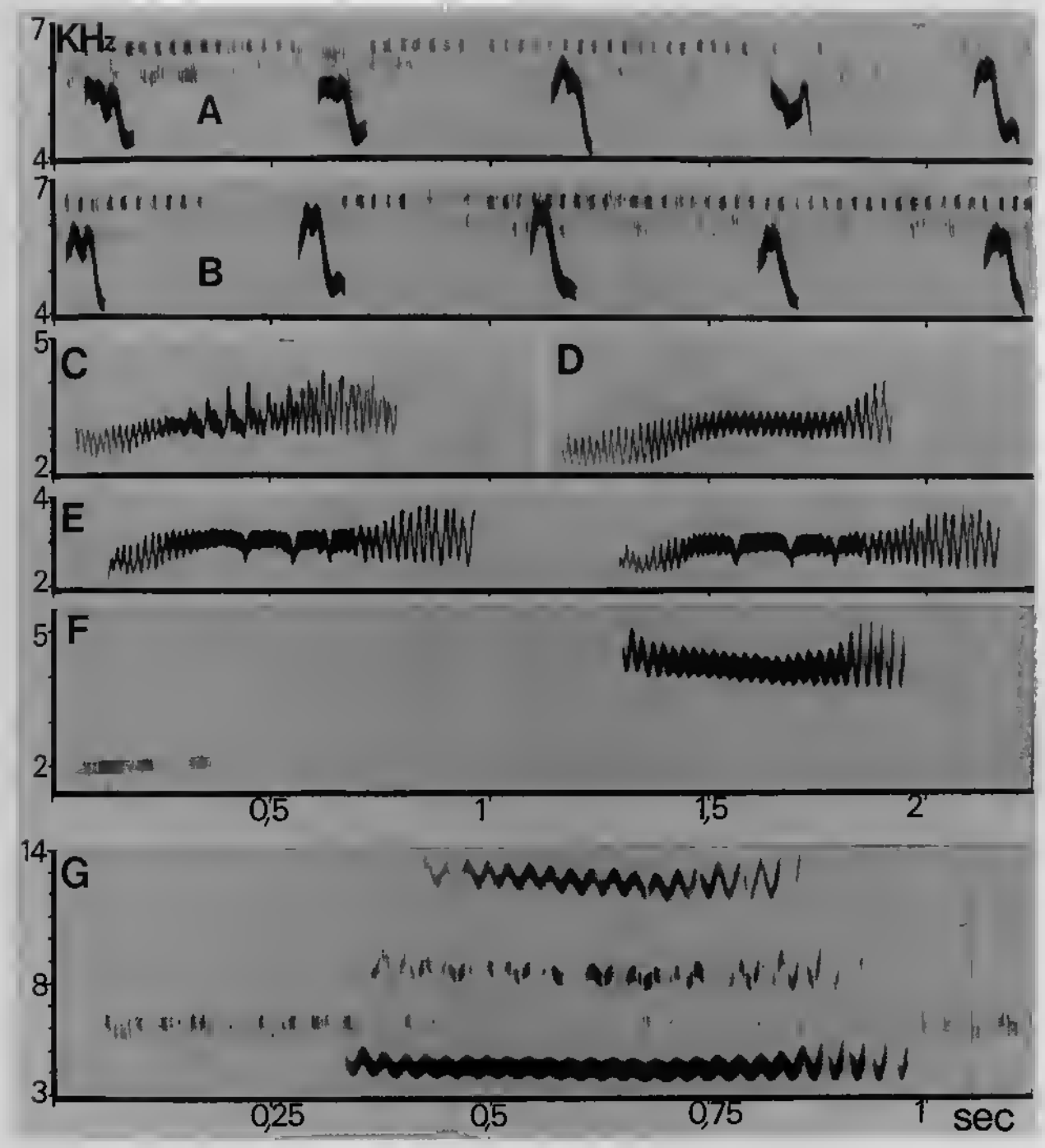


FIG. 64. — Cris de jeunes *Stizorhina fraseri*.

A-B : deux jeunes au nid ; C-G : jeunes hors du nid (C-F : individus différents ; F et G : même individu à des échelles d'analyse différentes). En F figure le sifflement émis par un humain pour provoquer l'appel du jeune dissimulé dans la végétation.

(Analyses en 80-8 000 Hz, sauf G en 160-16 000 Hz).

Source : MNHN, Paris

tiques de durée et de fréquence portante et par les particularités de la modulation de cette dernière. La fig. 64 illustre ainsi en C, D, E et F, les appels de quatre sujets que nous avons pu correctement enregistrer. En F, nous avons également figuré la note sifflée (qui correspond à la première note du chant de reconnaissance) qu'émettait notre aide gabonais et à laquelle répondait systématiquement le jeune qui avait sauté hors du nid à notre approche et qui, en dépit de notre stratagème, fut long à retrouver dans la végétation herbacée où il s'était réfugié. Nous avons ainsi vérifié par nous-même combien, au moins pour une oreille humaine, un tel appel s'avère difficile á localiser avec précision.

Cris émis par des oiseaux tenus en main

Il est remarquable que, dans la majorité des cas, lorsqu'á des fins de baguage, on capture un *Stizorina* dans un filet, la manipulation ne provoque que de vigoureux claquements de bec, par courtes rafales, tandis que l'oiseau étire le cou de tout son long et darde le bec dans la direction de l'observateur. La fig. 65 A illustre une telle série de claquements composée de trés brefs bruits blancs dont l'énergie montre toutefois une certaine concentration entre 250 et 2 000 Hz et qui, en rafales, se succédent á des intervalles de 50 á 90 ms. Il s'agit, à l'évidence, de marques agressives de défense. Ce sont exactement ces mêmes types de claquements de bec que l'on note lors des conflits territoriaux (cf. plus haut les scénarios 5 et 6).

Cependant, l'oiseau captif peut, lors de sa manipulation, émettre des cris rythmiques binaires, ternaires ou plus. Il s'agit de sons vibrés ascendants, souvent accompagnés de claquements de bec (fig. 65 B). Leur durée varie selon qu'ils sont uniquement ascendants (fig. 65 B et E) ou que leur modulation de fréquence est plus complexe (fig. 65 D). Ils durent de 95 á 200 ms dans le premier cas, mais peuvent dépasser 300 ms dans le second oú ils sont davantage assimilables á des cris de détresse, étant émis lorsque l'observateur secoue l'oiseau durant la manipulation. Les silences séparant les unités varient de 90 á 160 ms, la fréquence portante entre 2 100 et 4 250 Hz. Cette dernière est modulée avec une amplitude de 475 á 830 Hz et une fréquence de 70 á 80 Hz. Ces cris montrent toujours, au moins dans la premiére moitié du signal, l'harmonique d'ordre 2, parfois même aussi celle d'ordre 3 (fig. 65 C).

Vocalisations marquant l'inquiétude, l'alerte ou l'alarme

Détectant l'arrivée discréte de l'observateur, ou percevant un bruit inopiné ou un mouvement de fuite quelconque dans son entourage, l'oiseau émet un cri unitaire, faible et vibré, d'une durée de 90-100 ms. La fréquence portante, ascendante de 2 á 4,5 KHz, est modulée avec une amplitude de 500 Hz et une fréquence de 80 Hz (fig. 65 F). Ce faisant, l'émetteur adopte une posture qui indique clairement qu'il se tient prêt pour un envol rapide (fig. 63 C, E ou G).

Lorsqu'une ronde se rapproche, ou quand l'observateur est trop bruyant dans son déplacement, ou quand d'autres oiseaux (notamment des drongos) alarment dans le secteur mais pas á proximité immédiate de lui, le *Stizorhina* lance des séries de 4 á 8 cris d'alerte (fig. 65 G). Leur structure physique est trés réminiscente de celle des vocalisations d'inquiétude, mais ils sont beaucoup plus puissants, plus intenses, dans la seconde moitié du signal, légérement plus longs (100-120 ms) et d'une fréquence portante qui, bien que trés proche de celle de ces cris d'inquiétude, passe de 2,1 á 4,3 KHz. Cette fréquence portante est modulée avec une amplitude plus réduite (400-450 Hz) et une fréquence un peu plus élevée (80-85 Hz). Quand elle existe, l'harmonique d'ordre 2 n'est que trés faiblement indiquée dans la premiére moitié de la note. Si l'émission présente un débit assez régulier, son rythme ne l'est pas : les silences varient de 350 à 600 ms.

Dans le contexte d'émission du cri unitaire, l'oiseau tend á se dissimuler derrière un tronc, des tiges de lianes ou un rideau de feuillage, tout en effectuant de nombreuses et trés rapides ouvertures et fermetures des rectrices externes. Quand il émet les cris en séries, il se tient beaucoup plus en évidence. Il adopte alors fréquemment les postures et les mouvements illustrés sur la fig. 63 A ou F, et même, trés excité, bat des deux ailes simultanément.

À la détection d'un danger imminent (observateur non dissimulé, serpent ou rapace nocturne), ainsi qu'à l'arrivée d'une ronde particu-

Source : MNHN, Paris

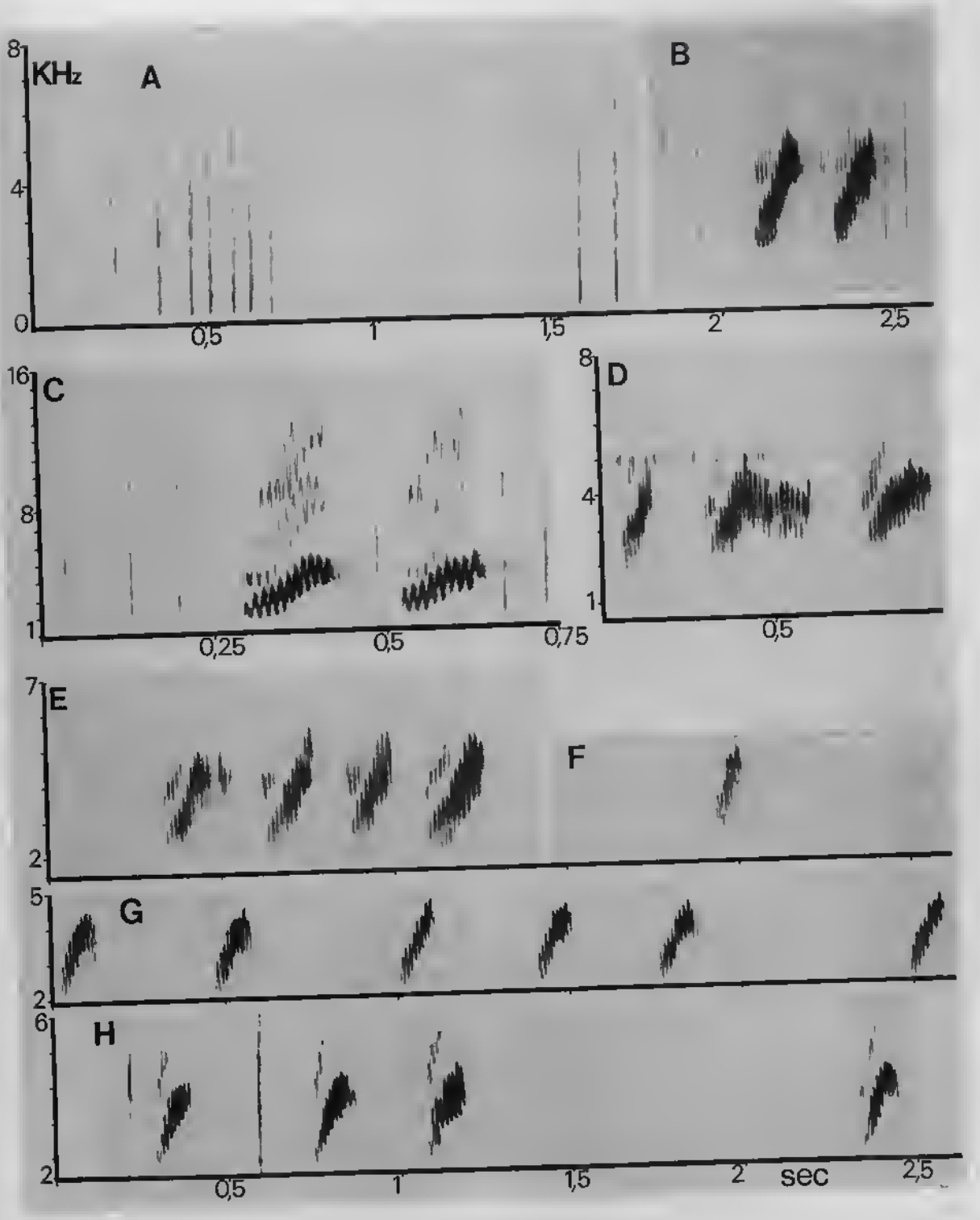


FIG. 65. — Cris de *Stizorhina fraseri*.

A-E : claquements de bec et cris d'oiseaux tenus en main (C = B) ; F = inquiétude ; G = alerte ; H = alarme. (Analyses en 80-8 000 Hz, sauf C en 160-16 000 Hz).

Source : MNHN, Paris

liérement bruyante, ou lorsqu'une ou d'autres espèces alarment dans l'entourage immédiat d'un *Stizorhina*, celui-ci émet alors des séries de cris particulièrement appuyés. Les notes correspondent tout à fait au type de celles décrites ci-dessus : durée de 100-110 ms, fréquence portante montant de 1 750 à 4 400 Hz, modulée avec une amplitude de 475-500 Hz et une fréquence de 80-85 Hz. L'harmonique d'ordre 2 est faiblement indiquée. Assez fréquemment, une série d'alertes est amorcée (l'oiseau est dans l'attitude de la fig. 63 H) par quelques cris unitaires ou binaires qui correspondent à la 1re ou aux 2e et 3e notes illustrées sur la fig. 65 D laquelle représente une phrase typique : trois notes rapprochées (silences de 230-275 ms) suivies d'une quatrième bien séparée (silences de 1,1 à 1,2 s) et, parfois, légèrement plus grave que les autres. Des variantes montrent quatre, ou seulement deux, éléments rapprochés avant la note finale détachée. Il est courant pour l'oiseau d'effectuer des claquements de bec et des vrombissements alaires à cette occasion (cf. fig. 65 D). Généralement, l'émetteur se tient dans la posture D de la fig. 63, agitant même, violemment, les deux ailes simultanément quand son comportement d'alarme est devenu celui du harcèlement.

D'une manière générale, les divers niveaux d'excitation liés à la gradation inquiétude-alerte-alarme ne s'appuient que fort peu sur la structure physique des sons (les coefficients de variation des paramètres de temps et de fréquence sont de l'ordre de 5 à 7 %). En revanche, l'arrangement des notes entre elles et l'amplitude apparaissent davantage utilisés : le rythme d'émission et le tempo varient beaucoup (coefficient de variation de 40 % pour les silences) tandis que l'intensité va en s'accroissant.

Chants territoriaux

Ainsi que nous l'avons évoqué plus haut, la proclamation et la défense du territoire s'appuient beaucoup sur la signalisation acoustique. Diverses vocalisations sont utilisées à cet effet.

a) *Les chants ou cris d'espacement du premier type*

Leur fonction est manifestement de proclamer la présence de l'émetteur sur son territoire, et de maintenir la distance entre lui et un récepteur autre que son partenaire. Nous avons indiqué plus haut que ces cris sont émis par le mâle qui patrouille, mais ils peuvent également l'être par la femelle, ne serait-ce qu'en phonoréponse au conjoint. Le propriétaire d'un territoire qui, à distance, entend ces cris, répond par d'autres, identiques, tant que son «interlocuteur» ne se rapproche pas. Un individu qui n'est pas sur son canton et qui perçoit ces cris, émis dans le secteur où il se trouve, quitte habituellement très vite ce dernier ou, silencieux, se réfugie haut dans la voûte, dans une strate qui n'appartient plus au volume forestier défendu par le tenant des lieux. La diffusion, à un oiseau, des chants d'espacement d'un autre provoque l'émission de chants ou cris de refoulement (cf. *infra*), voire de combat, et la recherche active de l'intrus dans des postures agressives, marquées notamment par le hérissement des plumes du dessus de la tête (attitudes K, P, Q ou T de la fig. 63). Ces comportements s'accompagnent de nombreuses actions de chasse à vide, avec exagération des claquements de bec, et de vols de démonstration territoriale, avec mise en évidence des plages claires des ailes et des rectrices. Ces chants d'espacement sont aussi, fréquemment, émis à l'approche d'une ronde.

Ils s'entendent à longueur d'année, et aux diverses heures du jour (cf. plus haut «territorialité») ; les plus longues séquences sont néanmoins notées en fin d'après-midi, jusqu'à la tombée de la nuit. Lorsqu'il patrouille, l'émetteur se manifeste par de courtes séries de chants, étalées sur des durées de 2 à 30 mn ; les cadences moyennes sont alors de 0,7 à 1 chant/mn. Lors des manifestations territoriales à grande distance, les cadences passent à 3,5-7 chants/mn pour, lorsque les phonoréponses sont importantes, s'élever à 12-15 voire même à 20,5 chants/mn quand les séquences de chant continu durent de 3 à 5 mn. On remarquera toutefois que, dans ce dernier contexte, les vocalisations émises s'apparentent davantage aux cris d'espacement de second type qu'à ceux du premier.

Acoustiquement, on pourrait présenter cette vocalisation comme un cri quadrinaire, composé par la répétition rythmique d'un élément d'une durée de 200 ms ($\bar{x}$ = 199,9 ms, σ = 11,28 avec N = 28). Toutefois, au vu de son mode d'émission et de ses caractères physiques, nous préférons considérer qu'il s'agit d'un chant de

Source : MNHN, Paris

4 notes, sur lesquelles s'appuieraient d'éventuelles reconnaissances individuelles. En effet, bien que fort semblables, ces notes présentent néanmoins de petites différences comme en témoigne le tableau 10 établi á partir des mesures effectuées sur 5 chants appartenant tous à des individus différents. Pour compléter ce tableau, nous ajouterons, pour ces 5 chants, une durée individuelle moyenne de 981,7 ms (σ = 37,85 ; CV = 3,9 %), et aussi une fréquence médiane moyenne (fréquence de la note au milieu de sa durée) de 4 165,5 Hz (σ = 119,23 ; CV = 2,9 %), paramètre qui reste identique pour toutes les notes d'un même chant et qui paraît fixe pour chaque individu.

Á l'occasion, certains oiseaux doublent le chant d'espacement habituel qui devient ainsi octosyllabique. Nous n'avons constaté le fait qu'á 4 reprises : en février 1975 et en janvier 1977, á chaque fois de la part d'individus différents qui, patrouillant sur leur territoire, répondaient á un autre qui criait dans le lointain. La fig. 66 A illustre l'un de ces chants doublés et, en même temps, donne une image de la déformation par les échos que subissent les sons qui traversent la végétation du sous-bois forestier. Á ce propos, il est piquant de constater que, pour émettre ces vocalisations, l'oiseau se place toujours dans la strate la plus ouverte, la moins encombrée par les écrans de feuillage.

Les notes sont des sifflements ascendants. Elles sont caractérisées par leur modulation de fréquence qui présente deux points d'inflexion, et dont le tracé suit une courbe sigmoïdale. Les sonogrammes de la fig. 66 (A-H) illustrent les chants d'espacement de 6 individus différents ; en B-C et D-E est présentée la variabilité individuelle, somme toute très faible, mais que notre matériel analysable ne nous permet pas encore de quantifier en vue d'un traitement statistique. Des caractéristiques individuelles semblent exister dans la forme de la première note (durée, modulation de fréquence), ainsi que dans celle de la finale des deux dernières (hauteur et pente de la modulation de fréquence).

b) *Les chants ou cris d'espacement du second type*

Leur fonction est celle du premier type mais procéde, toutefois, d'un niveau d'excitation plus intense. Ces vocalisations sont utilisées pour maintenir la distance entre l'émetteur et le récepteur, assurant ainsi la transition entre la proclamation et la défense territoriale. Nous avons déjá évoqué plus haut les différents contextes de leur émission. Leur diffusion expérimentale provoque des réactions identiques à celles décrites à propos des chants d'espacement du premier type.

Nous ne pouvons, actuellement, que décrire qualitativement ces vocalisations. Elles sont, en effet, plus difficiles á enregistrer correctement

TABLEAU 10. — Valeurs des principaux paramètres relatifs au chant territorial (cris d'espacement du 1er type) chez *Stizorhina fraseri*.

		Durée des notes (ms)	Durée des silences (ms)	Durée des intervalles (ms)	Fréquence minimale de la note (H_z)	Fréquence maximale de la note (H_z)
1	$\bar{x}$	192,7	57,3	250,1	3767,3	5049,4
	σ	12,75	9,06	18,76	123,77	141,80
	CV	6,6 %	15,8 %	7,5 %	3,3 %	2,8 %
2	$\bar{x}$	200,9	65,1	266,0	3368,9	5263,4
	σ	2,01	8,55	10,31	142,90	90,38
	CV	1,0 %	13,2 %	3,9 %	4,2 %	1,7 %
3	$\bar{x}$	205,0	62,2	267,2	3368,9	5445,7
	σ	13,15	9,79	19,38	134,41	187,16
	CV	6,4 %	15,7 %	7,3 %	4,0 %	3,5 %
4	$\bar{x}$	198,5	—	—	3361,0	5485,4
	σ	11,17	—	—	129,65	237,14
	CV	5,6 %	—	—	3,9 %	4,3 %

N. B. Les chiffres de la 1re colonne indiquent le rang des notes ou des silences. $\bar{x}$ = moyenne, σ = écart-type, CV = coefficient de variation. Les mesures effectuées portent sur 5 chants (un pris au hasard pour 5 individus différents).

Source : MNHN, Paris

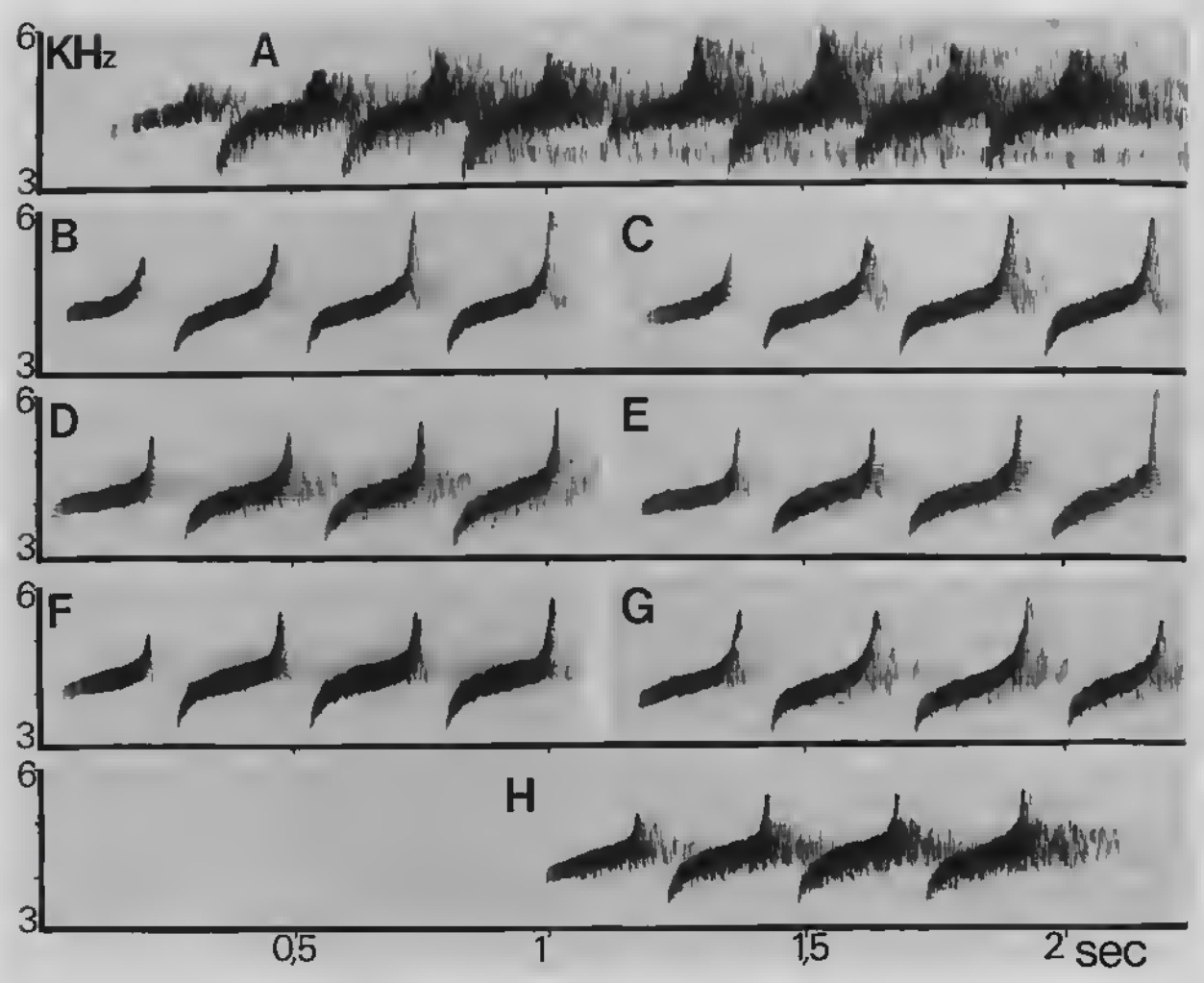


FIG. 66. — Vocalisations de *Stizorhina fraseri* : chants d'espacement du premier type.
A = chant doublé par un individu ; B et C = même individu, tout comme D et E ; A, B, D, F, G et H = individus différents.

que les précédentes car l'émetteur se déplace beaucoup et vite, de sorte que la plupart des sons captés sont très déformés par les multiples échos dus á leur réverbération par les écrans végétaux. Ici encore, il s'agit d'un chant de quatre notes ascendantes, mais celles-ci sont vibrées (fig. 67 A). La gamme des fréquences utilisées demeure en gros la même que celle des cris du premier type : énergie concentrée entre 3,5 et 4,5 KHz, fréquence médiane des notes de l'ordre de 4-4,2 KHz, mais amplitude de la variation de la fréquence portante un peu plus forte, entre 2,7 et 6 KHz. Cette fréquence portante apparaît modulée avec une fréquence de 110 Hz et une amplitude variant de 475 Hz, en début de note, á 160 Hz en finale. On remarquera aussi que les points d'inflexion de la variation de la fréquence portante tendent á s'estomper, d'oú un tracé spectrographique moins curviligne. Les paramétres temporels diffèrent : la durée totale du chant n'est que de 750 ms, les notes n'excédent pas 150-170 ms bien que les silences ne soient guére plus courts (50-60 ms). Ce chant se reconnaît donc surtout à son timbre particulier, dû á la modulation complexe de la fréquence portante, et á son rythme plus rapide.

En fait, le passage des cris d'espacement du

Source : MNHN, Paris

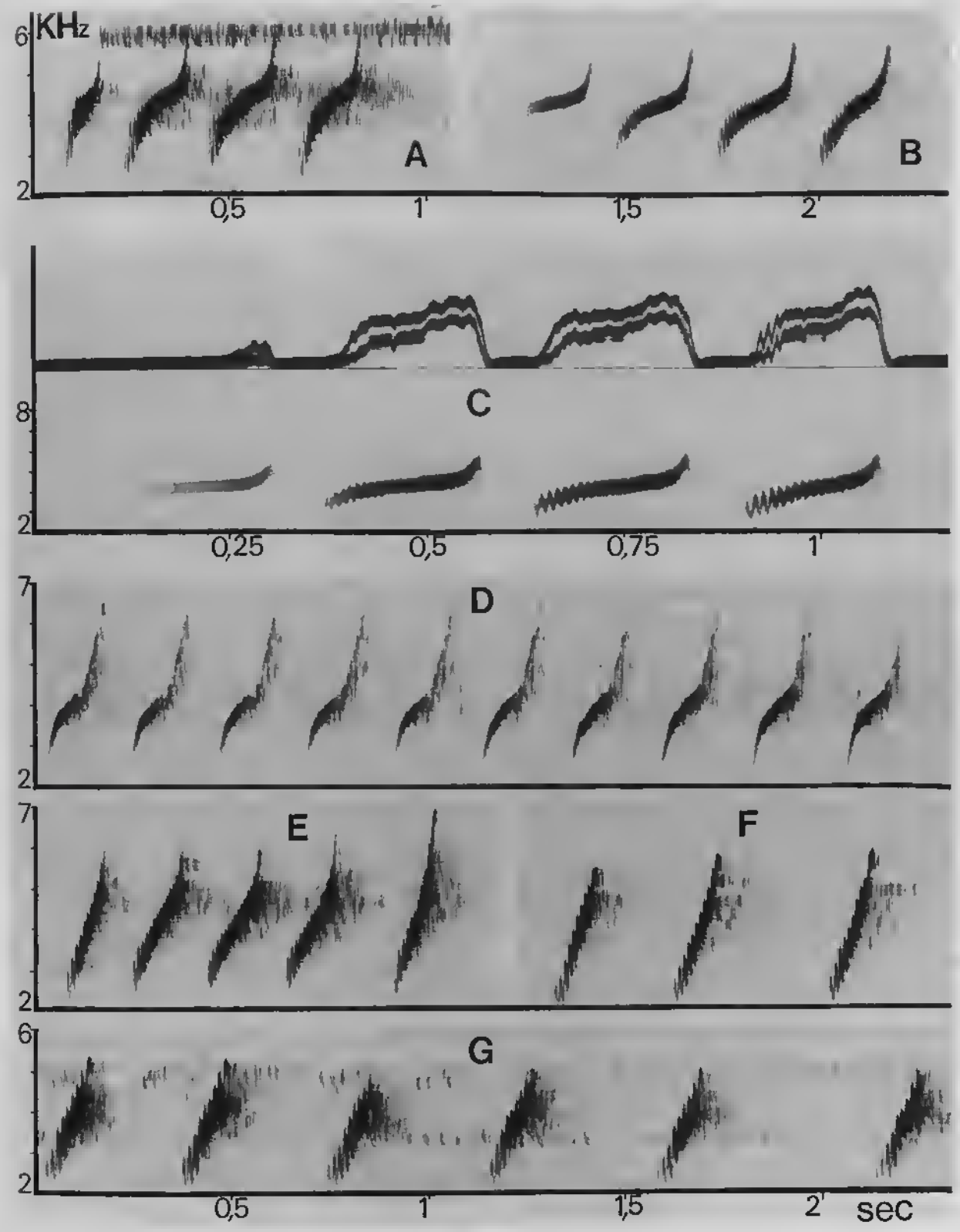


FIG. 67. — Vocalisations territoriales de *Stizorhina fraseri*.

A : cris d'espacement du second type (même individu que sur la fig. 66 F) ; B et C : transition entre cris d'espacement du premier et du second type (en C, analysé en 160-16 000 Hz, est également figurée la modulation d'amplitude) ; D : exemple de cris d'espacement du second type émis en continu ; E : cris de refoulement ; F : cris de combat ; G : transition entre alarme et défense territoriale.

Source : MNHN, Paris

premier type á ceux du second type s'effectue graduellement ainsi qu'en témoigne la fig. 67 B et C qui met en évidence le raccourcissement des notes et leur pente de variation de fréquence, plus raide á mesure que se développe la double modulation. Le tracé C (fig. 67) montre, en outre, la modulatíon d'amplitude de chaque note : l'intensité de la premiére apparaît trés faible, comparativement á celle des suivantes, lesquelles sont plus appuyées en finale qu'au début.

Pour en terminer avec les chants d'espacement, nous mentionnerons le chant du soir d'un oiseau qui, en réponse á un autre dans le lointain, répétait, en longues séries, une note sifflée d'une durée moyenne de 148 ms, avec des silences de 75 ms, une fréquence minimale de 2 950 Hz et une maximale de 6 220 Hz, avec une concentration de l'énergie entre 3 et 4 KHz. La fig. 67 D illustre ce chant que nous n'avons noté qu'une seule fois.

c) *Les chants ou cris de refoulement et de combat*

Ces vocalisations s'inscrivent, elles aussi, sur le gradient d'agressivité croissante amorcé par les chants d'espacement. Le passage des uns aux autres s'effectue graduellement, notamment par une augmentation de la pente du tracé spectrographique de la variation de fréquence en fonction du temps, á la fois par un raccourcissement des notes et par un élargissement de la gamme des fréquences utilisées. En outre, l'amplitude de la modulation de la fréquence portante s'accroît tandis que la fréquence de cette modulation diminue.

Les chants de refoulement (fig. 67 E) ont pour fonction d'augmenter la distance entre l'émetteur et le récepteur. Nous avons évoqué plus haut les types de comportements posturaux qui leur sont associés, ainsi que les contextes de leur émission. Cette derniére se fait en séries plus ou moins longues, de 0,5 à 2 mn, rarement davantage, composées de chants de cinq notes séparés par des silences irréguliers, plus importants que dans les chants d'espacement. Ces vocalisations, trés stéréotypées, sont caractérisées par le fait que la premiére et la derniére notes s'apparentent fort à celles des chants de combat (voir *infra*) et différent des trois notes centrales, plus longues (130-140 ms) et moins étalées en fréquence portante (de 2,5-2,7 KHz á 5,8-6,5 KHz), laquelle est uniformément modulée sur une amplitude légérement inférieure (240-320 Hz) et avec une fréquence plus grande (105-115 Hz). Le rythme du chant est trés rapide ; les trois premiers silences sont brefs (55-75 ms), le dernier est beaucoup plus long (200-270 ms). Bien que comptant une note de plus, ces chants ont la même durée que ceux d'espacement : 930-1 000 ms. C'est apparemment ce type de vocalisation que veulent désigner les descriptions de BATES (*in* SHARPE, 1907), CHAPIN (1953) et HEINRICH (1958).

Les chants ou cris de combat (fig. 67 F), motifs ternaires, parfois seulement binaires, sont émis dans les mêmes contextes que ceux de refoulement, mais á la condition que les deux adversaires soient très rapprochés. Ce sont eux qui marquent l'acmé de la défense territoriale et s'accompagnent toujours de poursuites agressives, de démonstrations aériennes et de postures trés intimidatrices ou de pleine menace (fig. 63 Q et T). Le tableau 11 récapitule les caractéristiques de ces cris ternaires, à partir des mesures prises sur les sonogrammes de 4 enregistrements (durée moyenne 826,2 ms ; $\sigma = 18{,}44$; CV = 2,2 %) concernant 4 individus différents. Notre matériel analysable ne nous permet pas de nous prononcer sur une éventuelle possibilité de reconnaissance individuelle.

Le tracé de la fig. 67 G illustre une série de cris au rythme allant se ralentissant, et qui fait la transition entre l'alarme et la défense territoriale active. Ce genre de vocalisation est émis, à l'arrivée d'une ronde trés bruyante, par un individu á la limite de son territoire et qui a repéré un congénére dans le secteur. Remarquons ici que les signaux d'alarme se distinguent, de ceux de combat, davantage par leur structure physique que par leur organisation temporelle. Si l'amplitude de la variation de fréquence reste du même ordre de grandeur, la gamme des fréquences utilisées en alarme est nettement plus grave, et avec des fréquences portantes modulées á plus basse frèquence et plus forte amplitude.

Vocalisations émises lors des relations entre partenaires du couple

Nous avons souligné, plus haut, que les signaux utilisés pour la proclamation territoriale, notamment les cris d'espacement du premier type qui, curieusement, semblent porteurs d'une information individuelle, permettent aussi aux parte-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11. — Valeurs des principaux paramètres relatifs aux notes des cris de combat chez *Stizorhina fraseri*.

		Globalement	Rang de la note 1	2	3
Durée (ms)	$\bar{x}$	106,3	102,6	108,7	107,7
	σ	4,67	1,91	4,17	5,55
	CV	4,4 %	1,9 %	3,8 %	5,2 %
Silence (ms)	$\bar{x}$	253,6	208,8	298,3	
	σ	58,41	39,02	33,12	—
	CV	23,0 %	18,7 %	11,1 %	
Intervalle (ms)	$\bar{x}$	359,2	311,5	407,0	
	σ	61,13	40,79	31,06	—
	CV	17,0 %	13,1 %	7,6 %	
Fréq. min.	$\bar{x}$	2127,0	2100,6	2120,4	2160,1
	σ	100,46	151,79	99,74	39,63
	CV	4,7 %	7,2 %	4,7 %	1,8 %
Fréq. max. (H_z)	$\bar{x}$	5770,1	5677,6	5816,3	5816,3
	σ	553,71	750,18	579,23	456,9
	CV	9,6 %	13,2 %	10,0 %	7,9 %

N. B. $\bar{x}$ = moyenne ; σ = écart-type ; CV = coefficient de variation. Pour la 1re colonne N = 12, pour les autres N = 4.

naires de se situer, régulièrement, les uns par rapport aux autres quand ils ne maintiennent pas de contact visuel, cas très fréquent lors de leurs activités. Rapprochés, ils émettent plusieurs types de vocalisations dont certaines, d'intensité réduite, sont difficiles à bien enregistrer en raison de l'importance du bruit de fond dû aux insectes, et de ce que l'observateur doit, en permanence, rester à distance des oiseaux pour ne pas les perturber.

a) *Cris d'envol*

Quand les conjoints évoluent à moins de 10 m l'un de l'autre, ils lancent irrégulièrement des cris binaires avant un envol (changement de perchoir ou action de chasse). Ce sont ces cris bissyllabiques auxquels fait vraisemblablement allusion BATES (*loc. cit.*). La fig. 68 illustre ce type de vocalisation pour un mâle (A) et une femelle (B), toutefois, nous ne pouvons pas dire s'il existe réellement un dimorphisme sexuel à ce niveau. Il s'agit de notes vibrées ascendantes, plus ou moins descendantes en finale. Leur durée varie entre 110 et 200 ms (les silences sont moitié moindres), et leur fréquence entre 2 et 5 KHz, avec une nette concentration de l'énergie entre 4 et 4,5 KHz. Parfois, une troisième note est ajoutée (fig. 68 C) mais, comme c'est toujours le fait du mâle, il devient difficile de savoir s'il ne s'agit pas alors plutôt d'un bref chant de cour.

b) *Chant de cour*

Bien qu'on puisse l'entendre pratiquement toute l'année, ce chant est tout de même plus rare de juin à septembre mais, en revanche, plus fréquent de janvier à mai, surtout en mars. À l'oreille, les notes évoquent fort celles des Turdinae, notamment du genre *Turdus*. Il ne s'agit, en fait, que de très courtes phrases émises en sourdine, ou du moins qui ne portent pas bien loin dans le sous-bois forestier. De plus, elles ne sont émises que fort irrégulièrement, de sorte qu'il est particulièrement difficile d'obtenir des enregistrements adéquats pour des analyses spectrographiques.

Sur la fig. 68 (D-I) sont représentés quelques chants de cour (D, E et I concernent le même individu, les autres des sujets différents). De faible intensité, ils sont relativement brefs ($\bar{x}$ = 1918,3 ms ; N = 8 ; σ = 587,43), avec l'énergie acoustique émise pendant 54 % du temps. Ils sont composés de notes très variées, dont beaucoup possèdent une modulation de fréquence complexe d'où, à l'oreille, une impression de quelques notes pures dans un chant éraillé. La fig. 69 donne les principales caractéris-

Source : MNHN, Paris

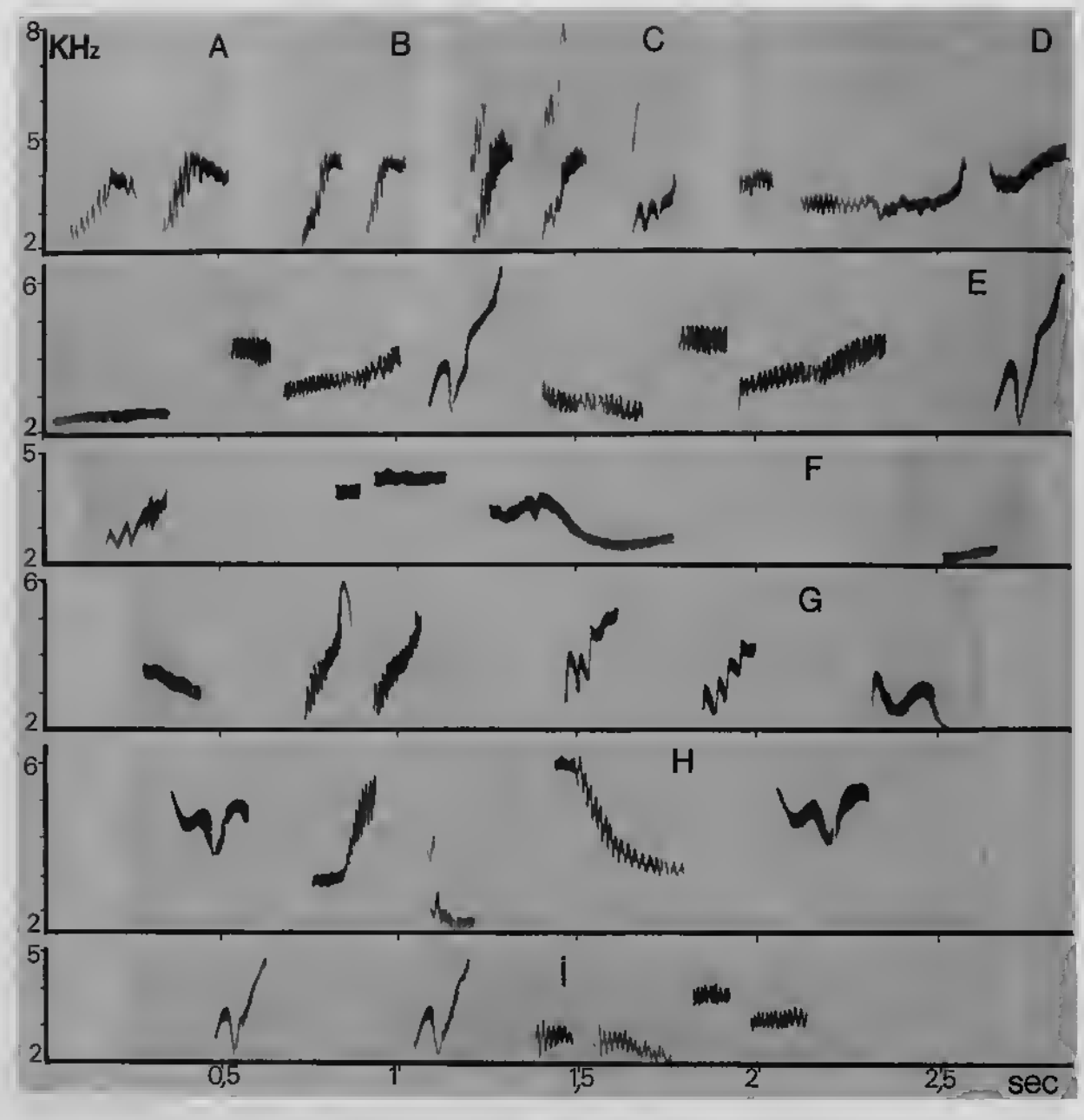


FIG. 68. — Vocalisations de *Stizorhina fraseri*.
A-C : cris d'envol ; D-I : chants de cour (D, E et I concernent le même individu ; D, F, G et H des individus différents).

Source : MNHN, Paris

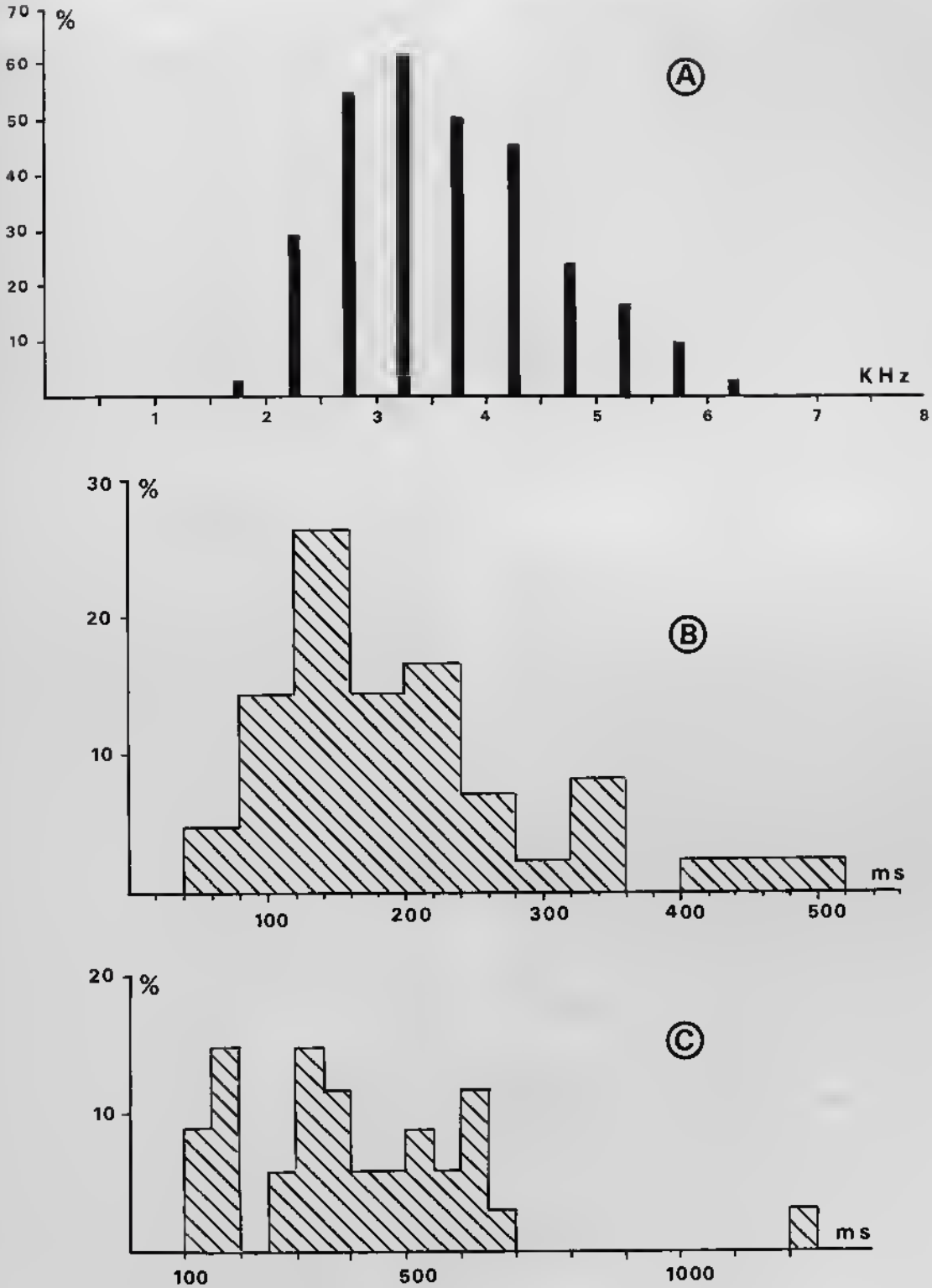


FIG. 69. — Caractéristiques physiques du chant de cour de *Stizorhina fraseri*.
A — Gamme des fréquences utilisées.
B. — Durée des notes.
C. — Intervalles entre notes.

Source : MNHN, Paris

tiques physiques du chant de cour. La gamme des fréquences utilisées, d'aprés l'analyse de 42 notes, montre une concentration entre 2,5 et 4,5 KHz, bien que, globalement, l'éventail soit assez large, de 1,5 à 6,5 KHz. Les notes se succèdent á des intervalles moyens de 408,8 ms ($N = 34$; $\sigma = 227{,}04$), ont des durées trés variées, autour d'une moyenne de 196,9 ms ($N = 42$; $\sigma = 102{,}59$), et sont séparées les unes des autres par des silences encore plus variables ($\bar{x} = 220{,}1$ ms ; $\sigma = 176{,}61$; $N = 34$).

Ces chants n'ont qu'une fonction sexuelle. Ils ne sont émis que par le mâle près d'une femelle, qui peut être la sienne ; ceci à l'occasion d'un cérémonial d'accueil (fig. 70 B et C), ou durant la surveillance prés du nid (fig. 70 D), ou encore au cours d'un vol de parade (fig. 70 J) lors de la formation du couple, ou lors des relations entre partenaires pendant la nidification (cf. *infra*).

c) *Chant de reconnaissance*

C'est manifestement la série de notes lentement sifflées dont parlent Chapin (1953) et Heinrich (1958), et qui figure dans la premiére séquence du disque de Chappuis (1978).

Nous n'avons noté aucune saisonnalité marquée dans l'émission de ce chant qui est le fait des deux sexes. On l'entend généralement lorsque les partenaires sont á plus d'une dizaine de métres l'un de l'autre. Ce peut être lorsque les membres du couple se localisent l'un par rapport á l'autre durant les accalmies de leur recherche alimentaire, ou lorsqu'ils se rapprochent l'un de l'autre, ou lorsqu'ils se situent l'un l'autre aprés une longue séquence de défense territoriale, ou encore lors des divers rapports entre individus durant la reproduction (cf. *infra*). La fig. 70 (A, E, F, G) illustre quelques attitudes adoptées lors de l'émission de ce chant.

Les tableaux 12 et 13 donnent les valeurs des principaux paramètres physiques qui caractérisent ces chants selon qu'ils comportent quatre (cas le plus fréquent) ou seulement trois notes. Modulés en amplitude, ils sont cependant toujours composés d'une longue note isolée, suivie d'un groupe de notes rapprochées qui constitue ce que, dans nos tableaux, nous appelons la deuxième partie du chant.

La fig. 71 (A-M) donne une représentation spectrographique des chants de reconnaissance de 11 oiseaux différents, pour deux d'entre eux (B-C et E-F) sont illustrées les marges de la variabilité individuelle.

Même une oreille humaine non avertie perçoit les différences bien nettes qui existent d'un individu á l'autre. Bien que cela reste á démontrer de maniére expérimentale, il ne nous fait aucun doute que les oiseaux se reconnaissent individuellement grâce à ce chant. De fait, si on analyse les chants d'un même individu, qui demeurent remarquablement constants d'une année sur l'autre, les coefficients de variation accusent des valeurs trés faibles. Pour la durée du chant entier, celle de sa seconde partie ou celle des notes, ce coefficient prend des valeurs inférieures á 4 %, de 3 á 8 % pour les intervalles, de 7 á 10 % pour les silences, et de 0 á 3 %, surtout autour de 1,5 %, pour les fréquences.

***Remarques sur la comparaison avec* Stizorhina finschi *et les* Neocossyphus**

Chappuis (1978) souligne combien *S. fraseri* et *S. finschi* sont acoustiquement proches l'un de l'autre mais il ne se prononce pas sur les relations entre *Stizorhina* et *Neocossyphus*. Il remarque cependant que les notes du chant de *Neocossyphus rufus* (sans la roulade finale) et celles de *N. poensis* rappellent fort celles des *Stizorhina*, du moins celles du chant de reconnaissance. Ceci ferait suspecter que ce dernier soit plus proche que les autres du modéle originel. Précisons toutefois que les répertoires des *Neocossyphus* ne sont pas encore complètement connus. Nous avons ainsi cru discerner, dans les rondes constituées autour des nappes de fourmis magnans, au moins pour *poensis*, des vocalisations qui évoquent les chants de cour de *fraseri*. À la suite de l'analyse morphologique, nous avons présenté (Erard, 1987) un schéma évolutif qui considère que les *Neocossyphus* et les *Stizorhina* sont congénériques et où la variation de coloration aurait précédé la différenciation biométrique et écologique. En suivant ce schéma, au plan acoustique, les *Stizorhina* représenteraient davantage le groupe ancestral que les *Neocossyphus*, á moins que les fortes ressemblances entre *finschi* et *fraseri* ne soient dues qu'à une remarquable évolution convergente, sous les contraintes du milieu. La différenciation résulterait de l'adaptation de *Neocossyphus* á une vie beaucoup plus terrestre, notamment pour la recherche alimentaire, dans le sous-bois forestier et une spécialisa-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12. — Caractéristiques des chants de reconnaissance à 4 notes chez *Stizorhina fraseri*.

		Durée (ms)	Silence (ms)	Intervalle (ms)	Fréquence minimale (Hz)	Fréquence maximale (Hz)
Chant entier	$\bar{x}$	3137,6			2069,0	3037,6
	σ	375,48	—	—	93,82	194,29
	CV	12,0 %			4,5 %	6,4 %
2e partie	$\bar{x}$	1523,4			2181,1	3037,6
	σ	183,69	—	—	159,96	194,29
	CV	12,1 %			7,2 %	6,4 %
1re note	$\bar{x}$	667,1	947,1	1614,2	2139,0	2526,6
	σ	111,29	172,62	229,37	93,67	123,76
	CV	16,7 %	18,2 %	14,2 %	4,4 %	4,9 %
2e note	$\bar{x}$	295,2	88,8	384,0	2106,0	2317,2
	σ	41,33	31,93	47,53	89,03	100,48
	CV	14,0 %	36,0 %	12,4 %	4,2 %	4,3 %
3e note	$\bar{x}$	403,8	89,8	493,6	2163,8	2516,3
	σ	132,78	23,34	119,30	128,04	125,07
	CV	32,9 %	26,0 %	24,2 %	5,9 %	5,0 %
4e note	$\bar{x}$	645,8			2454,3	3037,6
	σ	124,81	—	—	169,9	194,29
	CV	19,3 %	—	—	6,9 %	6,4 %

Note : Les silences et les intervalles sont ceux qui séparent respectivement la 1re de la 2e note, la 2e de la 3e et la 3e de la 4e. Les intervalles sont mesurés de l'attaque d'une note à celle de la suivante. $\bar{x}$ = moyenne, σ = écart-type, CV = coefficient de variation. Ont été analysés 8 chants appartenant tous à des individus différents.

TABLEAU 13. — Caractéristiques des chants de reconnaissance à 4 notes chez *Stizorhina fraseri*.

		Durée (ms)	Silence (ms)	Intervalle (ms)	Fréquence minimale (Hz)	Fréquence maximale (Hz)
Chant entier	$\bar{x}$	2759,6			2098,6	2952,2
	σ	877,72	—	—	99,33	128,03
	CV	31,8 %			4,7 %	4,3 %
2e partie	$\bar{x}$	1308,5			2391,5	2952,2
	σ	297,72	—	—	50,57	128,03
	CV	22,7 %			2,1 %	4,3 %
1re note	$\bar{x}$	669,5	751,1	1420,6	2128,3	2490,3
	σ	165,30	487,19	646,50	102,07	191,98
	CV	24,7 %	64,9 %	45,5 %	4,8 %	7,7 %
2e note	$\bar{x}$	420,5	53,8	474,3	2193,2	2391,5
	σ	38,25	25,59	43,9	122,61	50,57
	CV	9,1 %	47,5 %	9,3 %	5,6 %	2,1 %
3e note	$\bar{x}$	864,6			2262,8	2952,2
	σ	243,30	—	—	186,67	128,03
	CV	28,1 %			8,2 %	4,3 %

Note : Cf. tableau 12. Ont été analysés 4 chants d'individus différents.

Source : MNHN, Paris

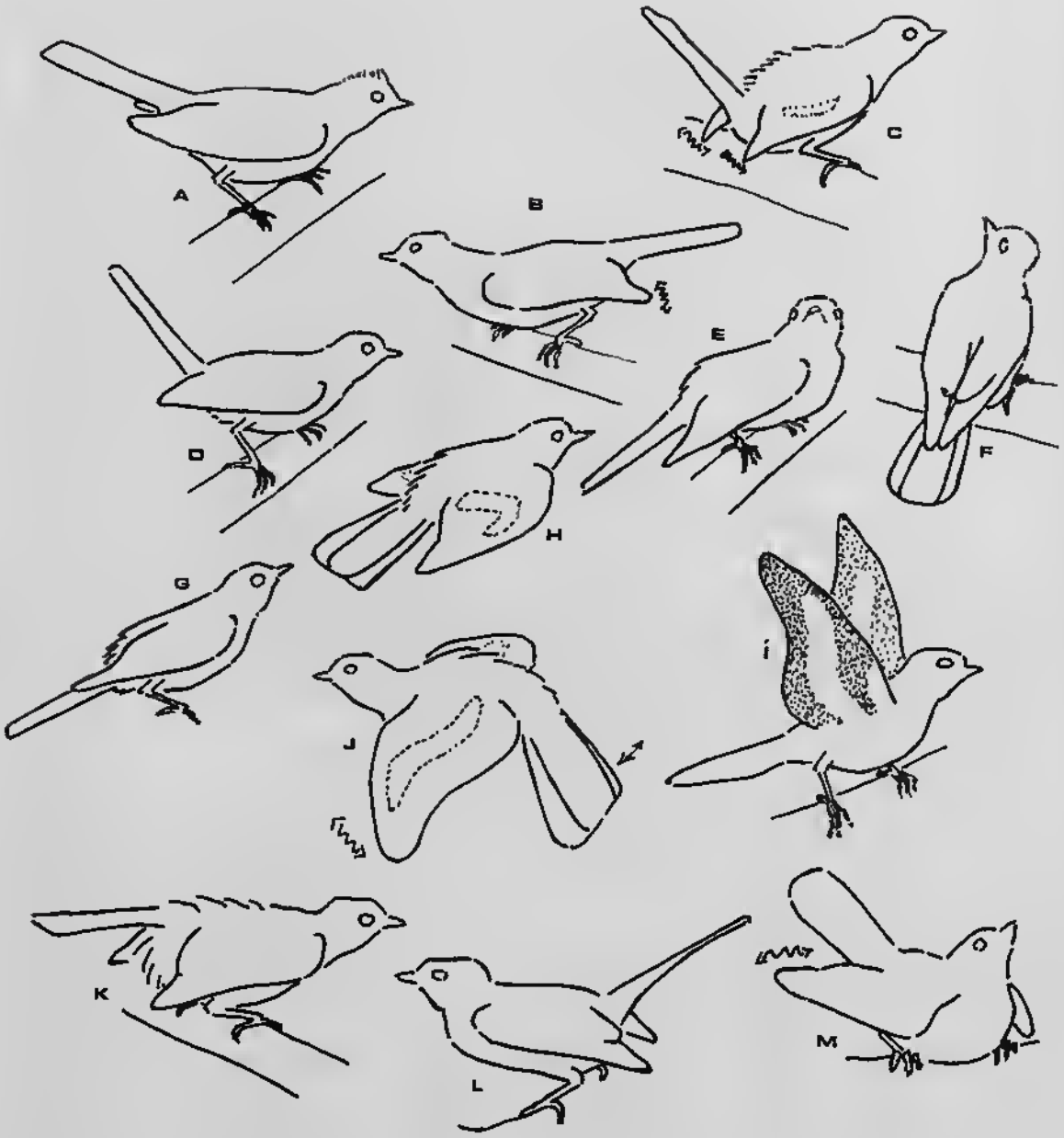


FIG. 70. — Postures de *Stizorhina fraseri* adoptées lors des relations entre partenaires durant la formation des couples et la nidification (voir texte).

Source : MNHN, Paris

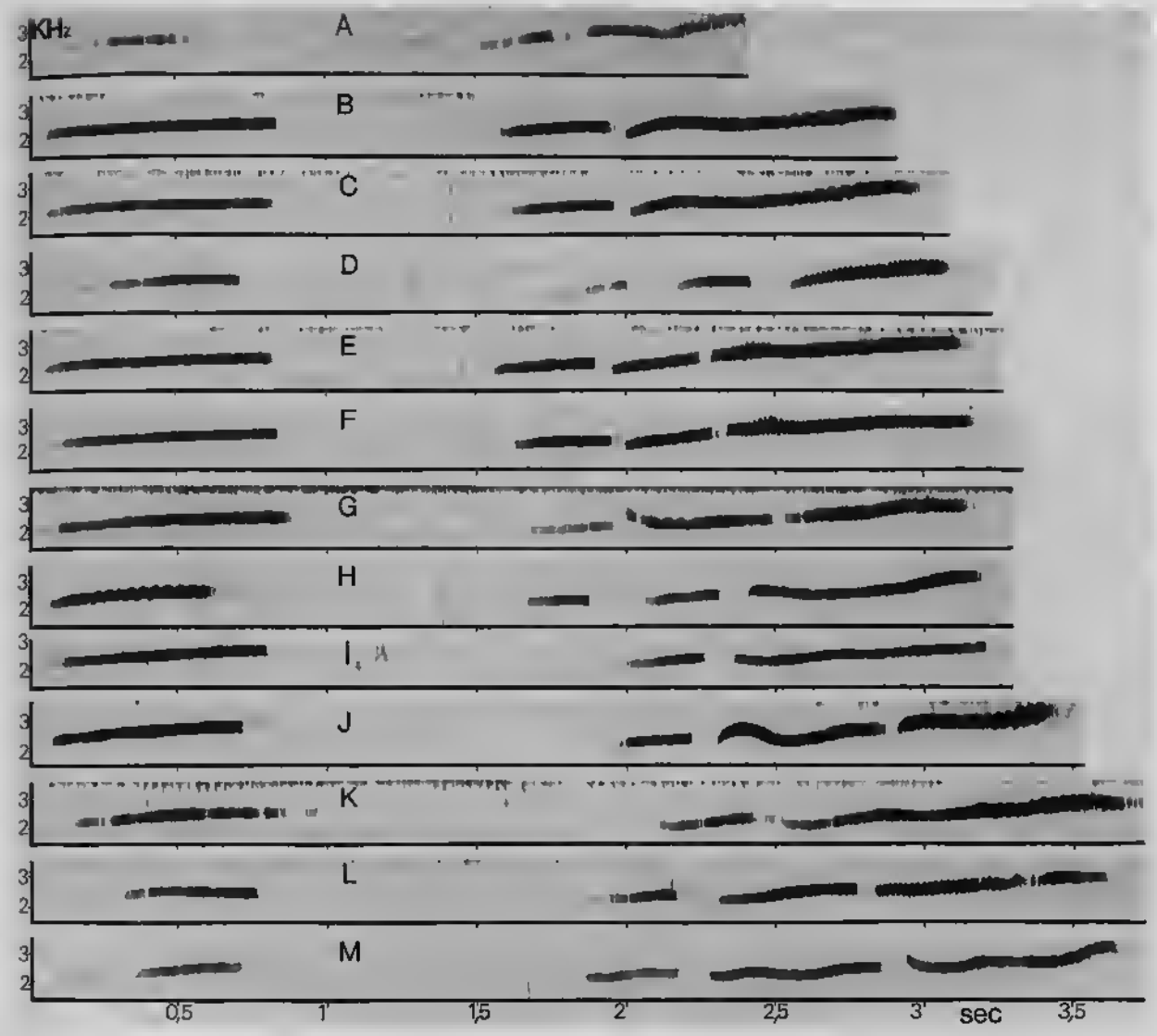


FIG. 71. — Chants de reconnaissance de *Stizorhina fraseri*.
Onze individus différents (B et C concernent le même individu, E et F également).

tion écologique autour des nappes de fourmis. D'où évidemment des pressions de sélection bien différentes au niveau des systèmes de communication. Les *Stizorhina*, moins mobiles, auraient nécessité une signalisation utilisable pour la proclamation et la défense territoriales, tant à courte qu'à longue distance, ainsi que pour les relations entre partenaires, d'où le système que nous venons de décrire et qui comporte à la fois des signaux discrets et des signaux graduels. Chez les *Neocossyphus* en revanche, et bien que leur biologie demeure encore mal connue, il apparaît que les oiseaux vivent par couples sur de très vastes domaines vitaux largement recouvrants. Chaque unité sociale possèderait un territoire, ou plutôt un secteur de dominance, c'est-à-dire une portion de son domaine sur laquelle elle domine les congénères qui la dominent ailleurs (EMLEN, 1957 ; WILLIS, 1967), d'où un répertoire et des types de signaux acoustiques très différents de ceux des *Stizorhina*.

NIDIFICATION

CHAPIN (1953), raisonnant manifestement à partir de l'examen des gonades des spécimens collectés, pense que, dans l'Ituri, la reproduction a lieu au moins de janvier à octobre, peut être

Source : MNHN, Paris

même toute l'année. La seule preuve est la capture, un 1er octobre, d'un jeune ayant des rectrices de 13 mm, sortant donc tout juste du nid. Dans l'Itombwe, d'après les dimensions des testicules des mâles collectès, PRIGOGINE (1971) conclut à une nidification en janvier, mai, août et septembre, donc durant les pluies. Au Cameroun, BATES (*in* SHARPE, 1907) mentionne un oisillon (« nestling ») un 12 octobre, tandis que SERLE (1981) fournit une indication en août et deux en dècembre, ces dernières ètant celles déjà publiées par lui, en 1965, d'un jeune sortant du nid un 23 janvier et d'un autre, plus vieux, un 31 janvier, c'est-à-dire à la fin de la pèriode des pluies, dèbut de la saison sèche. Pour la règion Kènya occidental-Ouganda, BROWN et BRITTON (1980) parlent de trois donnèes en avril et d'une en septembre (malheureusement sans autre dètail), donc au dèbut de chacun des deux pics qui existent durant la saison des pluies. En Angola, HEINRICH (1958) a collectè des mâles dont les testicules s'avèraient actifs dans la seconde moitiè de fèvrier et en mars, ainsi qu'une femelle qui, un 28 mars, prèsentait, dans l'oviducte, un œuf prêt à être pondu. Ces donnèes concernent la fin de la petite saison sèche et le dèbut de la longue période pluvieuse.

Les 18 donnèes que nous avons recueillies et que nous retenons comme ètant de bons indices de reproduction (accouplements, construction du nid, jeunes au nid ou venant juste d'en sortir) indiquent la ponte de septembre à mars, durant les petites saisons des pluies et sèche, et au dèbut de la grande pèriode pluvieuse. En 1981, annèe caractèrisèe par la reproduction exceptionnelle de beaucoup d'espèces durant la grande saison sèche, des jeunes sortant du nid ont ètè notès le 24 août. Nous pouvons aussi ajouter que tous les comportements d'exploration et de dèmonstration de cavitè (cf. *infra*) que nous avons observès se situent en septembre-octobre, puis entre le 15 janvier et le 25 avril. Ceci nous fait suspecter que l'espèce se reproduirait sans doute davantage au tout dèbut des deux saisons des pluies, peut-être plus de la grande que de la petite car, même si nous pondèrons nos donnèes par le nombre de sèjours effectuès lors du mois considéré, un pic subsiste en fèvrier.

Des formations de couple s'observent aux divers mois de l'année, mais nos 13 donnèes suggèrent cependant une frèquence plus èlevèe en mai-juin, après la mue, et en août-septembre, en fin de grande saison sèche. Prècisons toutefois que ce genre d'observation n'est pas courant, en raison de la grande longèvitè des oiseaux et de la pèrennitè des couples.

Le mâle commence par lancer ses chants d'espacement et de refoulement à l'approche d'un congénère. Ce dernier s'avançant toujours, silencieux et dans des attitudes non agressives (recherche alimentaire, activitè exploratoire avec des postures de toilette ou de repos ...), le mâle émet alors des chants de reconnaissance (postures E ou F de la fig. 70) auxquels l'autre peut rèpondre, ce qui dètermine souvent le mâle à pousser encore quelques cris d'espacement, voire de refoulement. Si l'intrus ne se replie toujours pas, se faisant apparemment, en l'absence de caractères morphologiques sexuels externes, reconnaître comme femelle par son comportement, le mâle débute ses parades. Il èmet des chants de cour, tout en sautillant de côtè sur des grosses branches ou des tiges de lianes dègagées, dans des postures d'assymétrie latérale (fig. 63 L) ou dans celles de la fig. 70 (B puis C) où les rectrices sont progressivement relevèes, les plumes du croupion èbouriffèes, les ailes tombantes rapidement battues sur le côtè. Il effectue ensuite des vols papillonnants et louvoyants (fig. 70 J) où ailes et rectrices sont dèployées au maximum, ces dernières ètant plus ou moins relevées ou abaissèes mais toujours en dessous de l'horizontale. Bien que la forme et les mouvements des divers ensembles de plumes y soient avant tout règis par les nècessitès du vol manœuvrier à petite vitesse (accroissement de la portance pour contrecarrer l'augmentation des diverses formes de traînèe), ils permettent une présentation maximale des zones claires du plumage. Souvent même, les vols ne sont que des chutes en parachute ralenties sur quelques mètres, entre deux perchoirs. Parfois, le mâle vient près de la femelle et, dans des dètournements de tête, lui lisse les couvertures alaires et les plumes des flancs.

Les sèquences de parade (qui durent de quelques minutes à parfois plus d'une demi-heure) alternent avec des recherches alimentaires en commun et, de la part du mâle, avec de courtes patrouilles de proclamation territoriale. Le mâle parade ainsi plusieurs jours autour de la femelle, et ceci de manière particulièrement intense après les conflits territoriaux.

Lors de ces parades, la femelle ne nous a

Source : MNHN, Paris

jamais paru adopter de comportement particulier autre que ce qui semblerait une « indifférence affectée ». En revanche, lors des accouplements, elle prend l'initiative et sollicite activement son partenaire comme l'ont également remarqué BROSSET et DRAGESCO (1967). Elle fait vibrer ses ailes, dans l'attitude M de la fig. 70, où la tête peut être plus horizontale et la posture plus étirée vers l'avant, si le partenaire est à la même hauteur. L'approche mutuelle des deux oiseaux s'effectue souvent dans un duo de chants de reconnaissance. Le chant de cour du mâle peut être émis mais ce n'est pas la règle. Nous devons aussi mentionner avoir vu une fois un mâle nourrir sa partenaire à trois reprises en 20 mn. Plusieurs accouplements très brefs ont généralement lieu. Après la copulation, les partenaires se séparent. Le mâle, après quelques instants de toilette ou quelques changements de perchoir à courte distance, et en émettant le chant de cour, s'éloigne pour lancer des séries de cris d'espacement.

Le choix du site de nid incombe à la femelle qui, parfois, ne paraît en fait que sélectionner l'un des emplacements que lui a, auparavant, signalés le mâle. À la recherche d'un endroit favorable à l'établissement du nid, la femelle visite activement les cavités à large entrée : elle se perche sur le bord, pénètre et ressort, tout en émettant de brefs cris faibles et roulés que nous n'avons pas enregistrés mais qui, à l'oreille, nous ont fort rappelé ceux d'envol. Le mâle se tient à quelques mètres de là et vient même souvent, dans la posture K (fig. 70), rejoindre sa partenaire lorsque celle-ci prend l'attitude L (fig. 70), ou quand, de biais par rapport à la cavité, elle effectue de rapides mouvements d'ouverture et de fermeture des rectrices externes et de l'aile opposée au tronc de l'arbre, donc dirigée vers son conjoint. Parfois, la femelle fait vibrer ses ailes à l'approche du mâle lequel a alors été observé lui lissant les plumes des flancs et des ailes en une occasion, lui donnant la becquée en une autre et, à plusieurs reprises, tentant un accouplement.

En contrepartie de ces comportements des femelles, les mâles, déjà appariés, précisons-le, effectuent eux aussi des parades devant des cavités naturelles ou des niches susceptibles de servir à la nidification. Dans beaucoup de cas, le comportement est très simple. Le mâle vient se percher devant la cavité, généralement sur le rebord d'entrée. Il se tient dans la posture A ou G (fig. 70), tourne la tête vers l'arrière en direction de sa partenaire et émet, irrégulièrement et en sourdine, des chants de reconnaissance, tout en effectuant, entre les phrases, des mouvements rapides d'ouverture et fermeture des rectrices latérales. Toutefois, il peut passer de la posture G à celle illustrée en H (fig. 70) et, de manière spasmodique, battre des ailes et déployer les rectrices externes. Parfois même, ce comportement de démonstration de cavité s'intensifie. Sur un perchoir autre que le rebord du trou, l'oiseau adopte alors l'attitude I (fig. 70) et met bien en évidence, par d'amples et lents battements, les dessins contrastés de la face inférieure de ses ailes.

Ces comportements près des sites potentiels de nidification se déroulent de manière remarquablement discrète ; les relations entre individus s'effectuant à courte distance, les vocalisations y sont de ce fait atténuées.

Tous les sites observés, qu'ils soient seulement prospectés par des oiseaux sur le point de se reproduire, ou qu'ils soient effectivement occupés (nid en construction ou contenant des jeunes), consistaient en semi-cavités. Il s'agissait soit de nodosités évidées dans des fûts de grands arbres ou dans de longs moignons de branches maîtresses cassées, soit de loges de pics ou de barbus éventrées, dans la partie supérieure de troncs pourrissant sur pied dans le sous-bois, soit de crevasses profondes mais érodées, parfois incrustées de restes de termitières, au sommet de ces mêmes « chandelles », soit encore de niches dans des fractures de tiges ou de branches, ou dans le système racinaire de touffes d'épiphytes. Bref, il s'agissait toujours d'emplacements abrités, mais très ouverts, dont l'entrée était d'une taille bien supérieure à celle de l'oiseau. Les hauteurs de ces sites variaient entre 1,60 m (sur une souche de bananier) et 25 m, avec 7 observations sur 14 entre 10 et 20 m. En janvier 1974, A. BROSSET nota la réoccupation d'un nid de *Turdus pelios* où, deux mois auparavant, nous avions observé les propriétaires légitimes déposant une ponte de deux œufs qui, par la suite, avait été détruite par un prédateur.

Le nid n'est jamais volumineux, aussi son édification ne prend guère de temps et s'effectue avec une extrême discrétion : l'oiseau, très circonspect et silencieux, ne vient construire qu'une ou deux fois par heure, durant les

Source : MNHN, Paris

accalmies de la recherche alimentaire (les séances auxquelles nous avons assisté eurent lieu entre 10 et 11 h puis entre 13 et 15 h). Dans les deux cas où la construction du nid fut observée, ce ne fut que le fait de la femelle. Celle-ci apportait des matériaux qu'elle allait chercher dans un rayon de 30 m autour du site. Le mâle restait á distance et surveillait les environs. Dans un cas, la femelle venait avec de pleines becquées de fines radicelles et de mousses qu'elle entassait, á 10 m de hauteur, dans un tronc éventré, tapissé á l'intérieur d'un dense revêtement de mousses noirâtres. La construction n'était pas soignée mais s'harmonisait parfaitement avec son support. Dans l'autre cas, le nid lui-même ne fut pas découvert (malgré nos efforts et ceux de nos aides gabonais) : sautillant sur le sol et y piochant comme un Turdinae, la femelle ramassait des morceaux de nervures de feuilles, de petits fragments de limbes, de fins pétioles et, surtout, de menues radicelles.

Les trois nids achevés que nous avons examinés dans des niches ne se présentaient que comme des constructions très rudimentaires : une mince assise composée de fines radicelles mais incluant aussi un peu de mousses et des débris de feuilles décomposées, le tout moulé en une cuvette trés peu profonde et reposant sur du terreau mis en place naturellement, non pas apporté par les oiseaux. Dans le nid de *T. pelios*, les *Stizorhina* s'étaient contentés de restaurer la coupe en y ajoutant quelques radicelles.

La ponte demeure inconnue. La littérature ne fournit aucune description des œufs autre que celle de Mackworth-Praed & Grant (1963) qui, citant une information de C. W. Benson, indiquent qu'un œuf, trouvé dans l'oviducte d'une femelle collectée, avait une coquille bleu pâle, maculée de brun rougeâtre, avec des marques violet rougeâtre foncé en calotte. Toutefois, contrairement á leur habitude, ces auteurs ne reprennent pas l'information dans leur ouvrage de 1973. Les nids où nous avons constaté l'incubation étaient inaccessibles et, dans un cas, le contenu fut détruit par un prédateur avant que nous ayons pu l'examiner.

L'incubation n'est manifestement le fait que de la femelle qui tient le nid durant des périodes de 30 mn à 1 h, pendant les phases d'activité, ou de 45 mn á 1 h 1/2, pendant les heures calmes de l'après-midi. Les absences, pour aller s'alimenter, ne dépassent guére 30 á 45 mn. Le mâle assure la surveillance du secteur du nid, notamment quand la femelle n'y est pas. Quand sa partenaire revient, il l'accompagne en émettant des bribes de chant de cour, tout en effectuant de courts vols papillonnants. Avant de se mettre sur le nid, la femelle prend la posture L (fig. 70) tandis que le mâle lance encore quelques notes dans l'attitude K (fig. 70). Durant les périodes calmes, le mâle se rapproche fréquemment du site et émet de courtes séries de chants de reconnaissance (postures E et F de la fig. 70, dans cette dernière attitude, l'oiseau ouvre et referme rapidement les rectrices externes). De temps à autre, il sautille sur son perchoir dans la posture D (fig. 70), ses ailes étant animées de rapides soubresauts, tout en lançant des bribes de son chant de cour. Il effectue ainsi quelques vols en parachute, en changeant de perchoir. À un observateur européen, ces comportements évoquent ceux d'un Pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*) mâle prés du nid où couve sa femelle. Remarquons aussi que beaucoup d'entre eux ressemblent fort á ceux de la formation des couples décrits plus haut.

La durée de l'incubation demeure indéterminée.

En ce qui concerne l'élevage des jeunes au nid, nous n'avons des indications que pour deux cas. Dans celui observé par A. Brosset où les oiseaux avaient réoccupé un nid de *T. pelios*, il n'y avait qu'un seul oisillon (à peau noire recouverte de très grands duvets gris-noir), d'un âge estimé á six jours, quand il fut découvert le 25 janvier. Le surlendemain au cours de deux séances d'affût, l'une de 3 h 20 mn et l'autre de 2 h, respectivement 4 et 3 nourrissages furent notés. Ce nid fut détruit par un prédateur le 1er février. Dans le second cas, en quatre séances d'observation totalisant 24 h 05 mn à un nid contenant deux jeunes, nous avons noté 56 nourrissages. La cadence nous a paru constante au long de la journée : alors que les oisillons avaient environ sept jours, nous avons surveillé le nid du lever au coucher du soleil, les adultes vinrent régulièrement deux fois par heure. Chaque apport alimentaire comprend plusieurs proies dont la présence est attestée par le fort renflement mentonnier que présentent les adultes qui arrivent au nid. Ces proies sont dégorgées sous forme de boulettes impossibles á déterminer par une simple observation á distance, même rapprochée. Il semblerait que le rythme des

Source : MNHN, Paris

FIG. 72. — Couple de *Stizorhina fraseri* nourrissant ses jeunes au nid. Photo A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.

Source : MNHN, Paris

becquées s'accroisse à mesure que les jeunes se développent. Ainsi, à un âge estimé à six jours, deux de ces derniers reçurent, ensemble 5 nourrissages en 3 h (1/36 mn), 26 en 11 h 50 mn le lendemain (1/27,3 mn), 19 en 7 h 15 mn cinq jours plus tard (1/22,8 mn) et 6 en 2 h (1/20 mn) quand ils avaient environ treize jours.

L'un des adultes, apparemment la femelle, couvre encore les jeunes par intermittence (périodes de 5 à 35 mn), jusqu'à ce qu'ils soient âgés d'au moins sept jours. En raison de l'absence de dimorphisme sexuel, et faute d'avoir bagué les oiseaux, nous ne pûmes déterminer la part de chacun des membres du couple dans le nourrissage des jeunes. Il nous a cependant paru que le mâle nourrissait moins que la femelle, du moins dans les premiers jours, la surveillance du secteur lui incombant. Nous l'avons ainsi vu alarmer à l'approche d'un écureuil *Aethosciurus poensis* et aussi à l'arrivée d'un épervier *Accipiter toussenelii* immature : dans ce dernier cas, les oiseaux demeurèrent immobiles, cachés dans les feuillages, sans nourrir leur nichée pendant 75 mn, tant que le rapace resta dans les environs. Nous insisterons aussi sur le fait que la remarquable discrétion des oiseaux lors de l'incubation s'intensifie durant la période d'élevage des jeunes au nid, quand les signaux acoustiques apparaissent très rares entre les partenaires. Au nid étudié (fig. 72), les oisillons prirent leur envol alors qu'ils étaient âgés d'environ 14 jours.

Quand les jeunes ont quitté le nid, les adultes circulent sur l'ensemble de leur canton et redeviennent très démonstratifs : tant le mâle que la femelle intensifient la proclamation et la défense territoriales et alarment très souvent (dès qu'il a été détecté, l'observateur doit quitter le secteur, les oiseaux n'auront de cesse que le harceler). En revanche, l'approche du jeune — dont les cris, rappelons-le, sont particulièrement difficiles à localiser, du moins par un observateur — se fait très discrètement. Dans les trois cas où nous avons observé des oisillons sortant tout juste du nid, le nombre de jeunes était de deux pour un couple, et d'un seul pour chacun des deux autres.

Nous ne savons pas combien de temps les jeunes restent sur le territoire de leurs parents, ni à quel âge ils se reproduisent pour la première fois. Des observations épisodiques suggèrent que les jeunes demeurent sur le domaine des adultes au moins jusqu'au début du cycle suivant, à la fin de la grande saison sèche. Toutefois, après émancipation, ils sont repoussés (seulement par le mâle ?) mais, cependant, non systématiquement exclus du territoire : les attaques tournent rapidement court, les jeunes ne sont chassés qu'à une vingtaine de mètres de là.

Mue

Nous avons examiné des spécimens du sud du Cameroun en mue en décembre, janvier et avril, en saison sèche. Au Gabon, des individus en mue ont été notés en chacun des mois de novembre à mai. Toutefois, deux pics se dessinent durant les pluies, l'un en novembre et début décembre, l'autre, plus accusé puisqu'un oiseau sur deux est alors en mue, entre le 20 mars et la fin avril, voire début mai. Une mue complète annuelle, juste après la reproduction, paraît être de règle. L'ordre de remplacement des plumes est clas-

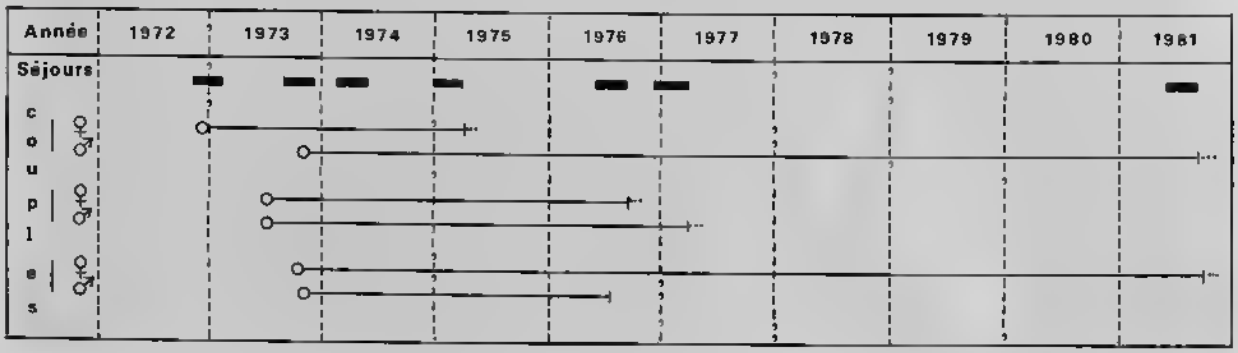


Fig. 73. — Longévité des membres de trois couples de *Stizorhina fraseri*.

Les traits épais indiquent les séjours de l'observateur. Les cercles évidés donnent la date du baguage. Le trait vertical traduit le dernier contrôle de l'oiseau ; il est suivi de points de suspension lorsque l'oiseau a disparu entre deux séjours de l'observateur.

Source : MNHN, Paris

sique : mode centrifuge pour les rémiges primaires et les rectrices, centripète pour les rémiges secondaires.

Ces dates de mue corroborent les indications de reproduction et vont dans le sens de l'hypothèse, déjà formulée à propos de *Pedilorhynchus comitatus*, que, lors du premier pic, ne mueraient que les oiseaux ayant réussi leur nidification au début de la période pluvieuse qui suit la grande saison sèche.

Longévité

Nous ne savons pratiquement rien de la dynamique de population de cette espèce. Nous ne sommes pas encore en mesure de préciser les taux de réussite de la reproduction, tant pour un nid donné qu'à plus forte raison, pour un couple déterminé. Nous ignorons quelle est la proportion de la population non cantonnée, laquelle consiste apparemment en immatures. Nous ne connaissons pas non plus les taux de survie des jeunes. Quant aux adultes, bien qu'ayant travaillé sur 22 oiseaux bagués, nous n'avons suivi de manière satisfaisante que 3 couples que nous avons marqués en 1972-73 (fig. 73). Si nous admettons un taux de survie constant pour les adultes, nous pouvons comparer la situation au 1er septembre 1973 à celle du 1er septembre 1981, ou ne retenir que le 1er septembre 1973 et le 1er septembre 1976. Nous obtenons un taux de survie de 87,1 % dans le premier cas et de 87,4 % dans le second. Un oiseaau devenant adulte aurait donc une espérance de vie de 7,8 ans.

FRASERIA OCREATA

Il n'est pas surprenant que la biologie de cette espèce, pourtant commune et fréquemment bruyante, n'ait fait l'objet, dans la littérature omithologique, que de mentions brèves, anecdotiques, et souvent même superficielles. En effet, par son caractère éminemment grégaire et sa fréquentation des hautes frondaisons, l'oiseau est difficile à observer dans de bonnes conditions. Sa localisation dans l'arcbitecture forestière (Erard, 1987) fait qu'il est trop souvent impossible de suivre très longtemps un individu particulier et, à plus forte raison, de bien saisir les relations interindividuelles. Par ailleurs, sa vie en groupe lui permet de déceler aisément l'observateur non averti qui n'assiste alors qu'à des alarmes ou à des réactions de fuite.

Unité sociale

Il s'agit à l'évidence d'un groupe, non plus d'un couple. Il est important de signaler que, dans la relation de leurs observations, aussi fortuites soient-elles, tous les auteurs font état de petits groupes de ces oiseaux. Ceci suggère fort que le type d'organisation sociale observé dans le nord-est du Gabon s'appliquerait aux autres populations de l'espèce.

Les groupes rassemblent un nombre d'individus variable qu'il est souvent fort difficile de déterminer avec précision, en raison des conditions d'observation que nous avons évoquées plus haut, et du fait que, presque toujours, les oiseaux se déplacent par sous-groupes qui sont parfois très espacés. Par ailleurs, ce nombre varie selon la saison et, notamment, selon que la reproduction a ou non eu lieu. Pour donner une idée de l'effectif des groupes, nous avons procédé au dénombrement de ceux de nos diverses zones d'étude en juin 1976, à une époque où la nidification était terminée, où les oiseaux avaient mué, et qui se situait juste à l'entrée de la grande saison sèche. Nous obtenons une valeur moyenne de 7,2 individus par groupe ($\sigma = 2{,}69$; $N = 12$). Il apparaît toutefois que les groupes seraient plus importants en grande forêt ($\bar{x} = 8{,}3$; $\sigma = 2{,}29$; $N = 7$) que dans les successions postculturales ($\bar{x} = 5{,}6$; $\sigma = 2{,}61$; $N = 5$) ; la différence n'est cependant pas statistiquement significative (test U de Mann-Whitney).

Ces nombres d'individus ne nous renseignent aucunement sur la composition de ces groupes.

Source : MNHN, Paris

Nous ne sommes pas en mesure d'analyser dans le détail leur structuration selon l'âge, ni selon le sexe, ni selon les liens de parenté qui unissent les individus qui les composent. Cependant, nous pouvons affirmer que les groupes comprennent toujours plusieurs individus adultes, du moins par leur plumage (oiseaux dont les couvertures alaires ne présentent plus les marques roussâtres qui caractérisent la livrée des immatures). Dans les cas les plus simples (20 % des 51 observations), il s'agit de trios qui, d'après la coloration du front, des lores et des joues, peuvent aussi bien être deux mâles et une femelle que l'inverse. Ces trios, selon que leur reproduction a eu lieu avec succès, sont accompagnés de juvéniles ou d'immatures, et parfois même des deux. Précisons ici que les oiseaux ne se reproduisent pas l'année qui suit leur naissance et paraissent demeurer avec leurs parents ; le phénomène nécessiterait toutefois d'être mieux précisé par un baguage coloré intensif. Ainsi, certains groupes, du moins parmi ceux qui comptent de 5 à 7 individus, semblent devoir leur existence au maintien de la cohésion familiale durant plusieurs générations, en relation avec une maturité sexuelle tardive. Les groupes plus importants incluent plusieurs sous-unités (de 2 à 4 selon nos observations) qui consistent en paires ou, plus rarement, en trios d'adultes, éventuellement accompagnés de jeunes. Manifestement, ces sous-groupes présentent entre eux des relations de dominance. Les rangs hiérarchiques semblent, toutefois, varier selon la position des oiseaux dans le domaine vital du groupe (cf. *infra*). Chaque groupe apparaît ainsi comme une association durable de couples ou de trios, ayant chacun son aire de dominance, mais qui exploitent et défendent, souvent ensemble, le même territoire.

Territorialité

Nous avons précisé ailleurs (Erard, 1987), d'une part les modalités de la recherche de nourriture et, d'autre part, que les domaines vitaux des groupes recouvrent, en moyenne, une surface d'une trentaine d'hectares. Nous rappellerons aussi ne pas avoir constaté, au cours de notre période d'étude, de variations importantes, d'une année sur l'autre, dans la disposition et l'étendue des territoires des divers groupes. Ceci nous amène d'ailleurs à penser que ces groupes sont demeurés stables : les associations ont toujours concerné les mêmes sous-unités dont nous n'avons, malheureusement, pas été en mesure de suivre les modalités du renouvellement des individus qui les composent. Nous pouvons signaler qu'à chacun de nos séjours, le groupe n° 1 (fig. 63 *in* Erard, 1987), en lisière de défrichement, a toujours compté 3 sous-groupes totalisant 6 à 8 individus, et les limites de son territoire demeurèrent parfaitement constantes. Nous ajouterons que les deux adultes qui avaient été bagués, sur les trois qui constituaient le groupe n° 7 et ceci alors que ce dernier nichait en novembre 1973, étaient encore ensemble, et occupaient le même secteur en juillet 1981 et en mai 1985.

La totalité du domaine est parcourue chaque jour, par tous les individus du groupe ensemble, ou par seulement une ou deux des sous-unités qui le composent. La cohésion des unités sociales apparaît maximale de mars à septembre, surtout durant la grande saison sèche. Les sous-groupes se déplacent alors conjointement ou, du moins, passent la plupart du temps à proximité les uns des autres, sur le même itinéraire. Pendant le reste de l'année, ils se séparent davantage et tendent même à prospecter le domaine commun, chacun de son côté, maintenant cependant un contact régulier, vocal ou visuel.

Le rythme journalier d'activité varie peu au cours de l'année et correspond à celui des autres oiseaux insectivores forestiers. Les individus se déplacent tout au long du jour, du lever au coucher du soleil, avec toutefois une accalmie, marquée par de longues phases d'immobilité dans les feuillages, durant les heures les plus chaudes, c'est-à-dire entre 13 h et 16 h. Le niveau général de l'activité, notamment vocale, apparaît cependant plus élevé le matin qu'en fin d'après-midi. Comme nous l'avons souligné ailleurs (Erard, 1987), à propos des modalités de la recherche de nourriture, cet oiseau est particulièrement mobile, comme les *Criniger*, Pycnonotidae qui exploitent eux aussi, mais davantage que lui, les écorces et les épiphytes des troncs et des grosses branches. Dans sa quête alimentaire, il ne reste guère longtemps dans le même secteur. Une phase active de 40 à 50 minutes se traduit par un déplacement moyen de 200-250 m, parfois même davantage, car il arrive souvent aux groupes (ou sous-groupes) de prospecter active-

Source : MNHN, Paris

ment une bande de terrain de 1/4 à 1/2 ha, puis de partir brusquement à une cinquantaine de mètres de là, voire plus, où ils reprennent, de manière intensive, leur recherche de nourriture, pour de nouveau rejoindre un autre secteur éloigné.

Parcourant leur domaine, les individus réagissent collectivement aux risques de danger présentés par un prédateur éventuel (rapace diurne en vol ou posé, observateur non dissimulé, oiseaux qui, dans le secteur, montrent des comportements d'alarme ou de harcèlement...). L'inquiétude qui suit la perception, dans les proches environs, d'un bruit ou d'un mouvement fortuit dans l'ambiance forestière, se traduit par une immobilisation soudaine dans l'une des postures A, B, C ou D de la fig. 74. La recherche de l'intrus s'effectue dans l'attitude A, accompagnée de pivotements latéraux du corps sur les tarses fléchis et de l'émission, à mi-voix, de jacassements rauques (voir plus loin la rubrique consacrée aux vocalisations). L'oiseau qui alerte émet des cris rythmiques enroués, en se plaçant de trois quarts dans la direction de la source de danger qu'il a repérée ou du moins localisée, et adopte les postures A ou B (fig. 74). Ce faisant, il relève spasmodiquement une aile pliée (mouvement très réminiscent de celui qu'effectue *Ixonotus guttatus*, Pycnonotidae grégaire), ouvre et referme rapidement les rectrices ou, sans les déployer, les agite rythmiquement dans un plan vertical, ou les déjette horizontalement d'un côté à l'autre, de 30 à 45° par rapport à l'axe du corps. S'il ne s'agit que d'un trio, ou du moins d'un sous-groupe isolé, seul l'adulte le plus rapproché de la source de danger présente ce comportement, les autres s'immobilisent comme lors des réactions d'inquiétude décrites plus haut. Dans le cas d'un groupe important, l'alerte se transmet à l'ensemble des individus par le relai de plusieurs autres (au moins un par sous-groupe), de sorte qu'en beaucoup d'occasions la situation évolue vite vers une alarme collective. Dans ce dernier contexte, les oiseaux les plus rapprochés du danger, lequel est alors bien localisé, adoptent l'attitude C de la fig. 74. Par des pivotements spasmodiques de l'arrière-train, ils déjettent latéralement les rectrices fermées, mais cette fois en accompagnant le mouvement d'une torsion du pygostyle qui a pour effet d'orienter la face supérieure de ces plumes dans la direction du danger. L'exécutant marque nettement cette position. Les autres membres du groupe se tiennent dans les postures A, B ou C de la fig. 74, et pivotent de gauche et de droite avec de rapides relèvements des ailes et des battements latéraux des rectrices. D'importantes émissions de cris rythmiques chuintés accompagnent ces démonstrations gestuelles.

Contre les rapaces, nous avons observé un groupe poursuivant en vol une femelle d'*Accipiter toussenelli* qui transportait une proie à son aire. Nous avons aussi vu deux adultes d'un trio qui houspillaient un *Kaupifalco monogrammicus* posé. Ils le frôlaient dans un vol battu lent et papillonnant comme celui de *Serinus serinus* en parade nuptiale ; ils se posaient même, brièvement, près de sa tête, dans des attitudes de menace (fig. 74 I et J), tout en émettant des jacassements rauques.

La proclamation territoriale s'effectue par le canal acoustique, plus particulièrement à l'aide du chant continu (voir plus loin). L'émetteur, mâle dominant du groupe dans le secteur considéré, se place dans le haut de la voûte et lance ses notes dans la posture F de la fig. 74, souvent aussi, notamment dans le cas d'une phonoréponse à un autre mâle éloigné, dans l'attitude G (fig. 74) où les deux ailes sont animées de battements simultanés qui suivent le rythme de l'émission. Il est indéniable que les échanges sonores (en particulier les chants courts et semi-continus) entre les individus d'un même sous-groupe et, surtout, entre les meneurs des diverses sous-unités d'un même groupe, jouent un rôle non négligeable dans la signalisation du territoire.

La défense territoriale est collective, faisant intervenir tous les membres du groupe, à l'exception des individus en plumage juvénile. Généralement, ces derniers se tiennent à l'écart, en position classique de repos (fig. 74 E), bien qu'à l'occasion, ils viennent se mêler aux autres, dans des postures d'alerte. Dès qu'ils perçoivent la présence d'éléments étrangers au groupe (dans la grande majorité des cas le repérage est acoustique), les oiseaux se précipitent à la rencontre des intrus, en lançant des chants semi-continus. Ils se placent alors en évidence sur des perchoirs dégagés d'où ils poursuivent leurs émissions vocales tout en adoptant, selon leur niveau d'agressivité, des postures d'intimidation (fig. 74 H), de menace (fig. 74 I) ou de combat (fig. 74 J). Le plus souvent, les groupes entrent en

Source : MNHN, Paris

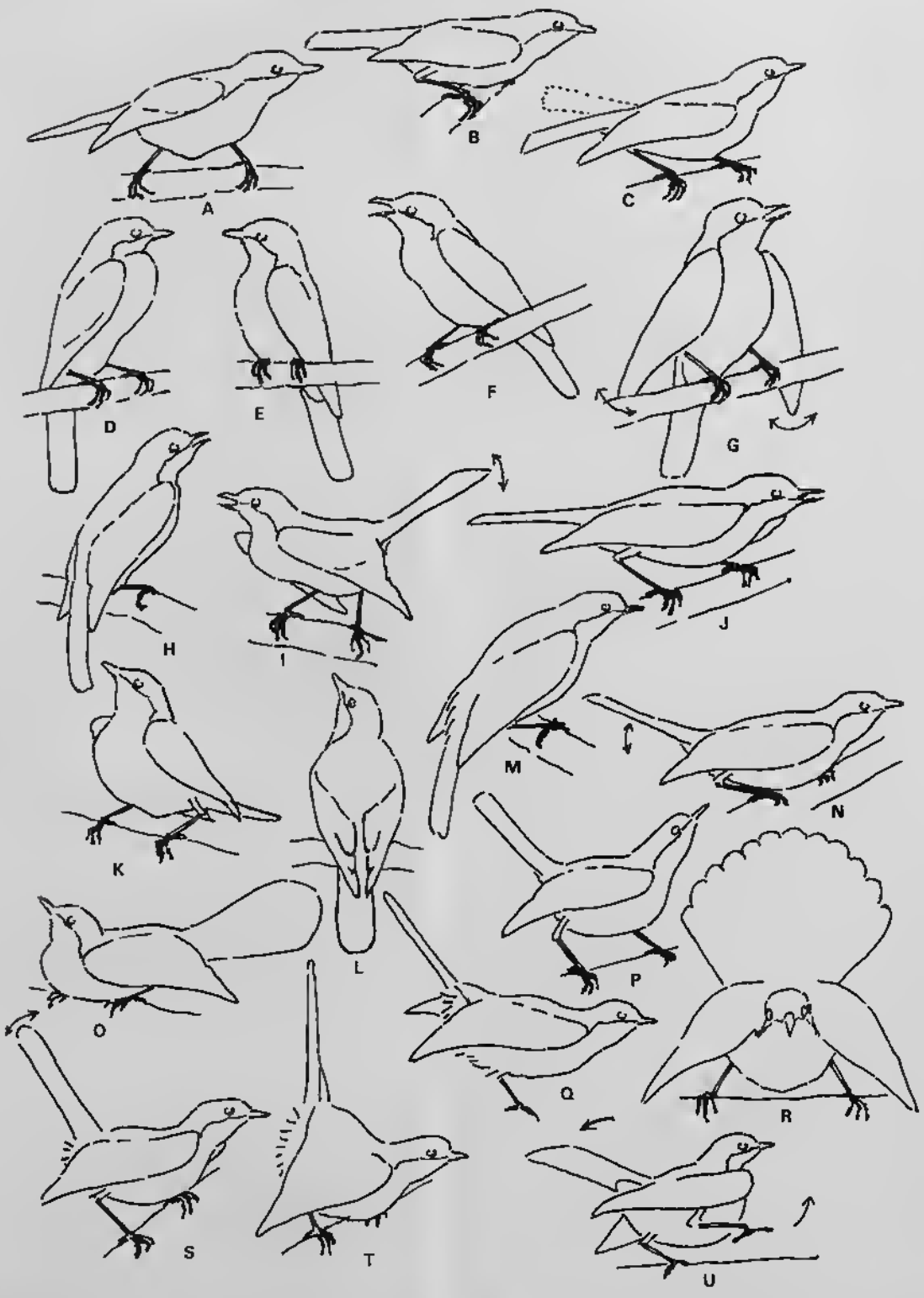


FIG. 74. — Postures de *Fraseri ocreata* relatives aux comportements d'alarme (A-D), de repos (E), de proclamation et de défense territoriales (F-J) et de relations entre les individus d'un même groupe (K-U). Pour plus de détails, voir texte.

Source : MNHN, Paris

contact à la limite de leurs domaines respectifs. On assiste alors à des rassemblements bruyants qui concernent parfois plus d'une vingtaine d'oiseaux, très démonstratifs et qui se déplacent en suivant la bordure commune des territoires. Cependant, les joutes vocales et surtout posturales, ne durent guère plus de deux minutes d'affilée. Les groupes se séparent vite sans toutefois s'éloigner, revenant rapidement en contact si l'un d'eux présente des velléités de franchissement des limites territoriales. Après ces querelles qui peuvent être violentes mais, soulignons-le, ne sont pas très fréquentes, les groupes respectant bien les territoires et les signaux de proclamation qui leur sont associés, les meneurs des groupes émettent souvent des chants continus qui, parfois, incluent des imitations ou, du moins, rappellent fort certaines strophes de *Bias musicus*, de *Dicrurus adsimilis*, de *D. atripennis*, de *D. ludwigii*, de *Dryoscopus senegalensis* ou encore de *Turdus pelios*.

En général, les groupes repartent chacun chez soi, en se livrant à des comportements qui restaurent la hiérarchie sociale entre les sous-unités et aussi entre les membres de chacune d'elles. En effet, comme nous l'avons évoqué plus haut, les groupes montrent une organisation sociale complexe. Nous n'avons certes pas pu l'étudier très en détail, mais nous sommes quand même en mesure d'en préciser quelques points.

Les sous-groupes qui appartiennent à la même unité sociale maintiennent entre eux, lorsqu'ils progressent ensemble, une distance minimale de 6-7 mètres, supérieure à celle qui sépare les individus d'un même sous-groupe. Leurs meneurs respectifs se livrent, très souvent, à des comportements vocaux et posturaux à partir desquels s'établit une hiérarchie sociale qui, dans un secteur donné, nous a toujours semblé linéaire (*A* domine *B* qui domine *C*, lequel est aussi subordonné à *A*). Toutefois, en suivant longtemps les groupes (et quelques individus bagués), il nous est apparu que des renversements de hiérarchie se produisaient toujours à peu près dans les mêmes zones. Ces observations nous ont conduit à supposer, puisque nous n'avons pas pu vérifier la généralité du phénomène par le marquage d'un grand nombre d'individus à l'aide de marques colorées, que chaque sous-groupe possède un secteur de dominance. Dans ce secteur, le leader du sous-groupe est en même temps celui du groupe, mais il perd cette place quand les oiseaux passent sur le secteur d'un autre sous-groupe dont le meneur accède alors au rang le plus élevé.

Durant les périodes où les sous-groupes se déplacent à courte distance les uns des autres, les leaders lancent des séries de chants courts. Ce faisant, s'ils se tiennent parfois dans des postures analogues à celles de la défense territoriale (notamment J de la fig. 74, avec les ailes décollées du corps et agitées de nerveuses vibrations), le plus souvent ils adoptent celles qui sont illustrées en K ou S sur la fig. 74, mais avec de spasmodiques tortillements de la région caudale. De temps à autre, on observe, notamment de la part du dominant du groupe (très remuant et fort bruyant), des vols d'intimidation semi-circulaires et papillonnants, accompagnés de chants semi-continus. Fréquemment, entre deux tentatives de dominance mutuelle, les antagonistes se calment, se placent de profil l'un par rapport à l'autre et s'épient dans la posture M de la fig. 74, caractérisée entre autres par le gonflement des sus-caudales et des plumes du croupion. Les individus dominés adoptent des attitudes qui marquent l'apaisement (fig. 74 L), l'esquive (fig. 74 N), ou la subordination (fig. 74 O).

Parmi ces relations entre individus de sous-groupes différents s'observent aussi celles qui existent entre membres d'une même sous-unité. De la sorte, quand les sous-groupes sont très proches les uns des autres, il n'est pas facile, sans leur individualisation par marquage visuel, de bien comprendre les faits et gestes de tous les membres du groupe. Bien séparés, les sous-groupes maintiennent entre eux un contact auditif, régulier mais non continu, par les chants courts qui précèdent systématiquement les « bonds » dans la progression (accélération du déplacement qui s'effectue alors sur une plus longue distance). Leurs membres montrent des comportements de dominance/soumission qui prennent souvent l'allure de véritables danses.

Les dominants utilisent les attitudes K ou S (fig. 74), les dominés L, N, O, ou P (fig. 74). Cependant, quand ils s'approchent les uns des autres, ils effectuent une série de parades d'apaisement dont certaines composantes diffèrent peu de celles de dominance. Ainsi Q (fig. 74) ressemble à S mais tout l'avant du corps est maintenu abaissé tandis que les rectrices sont spasmodiquement hochées d'un côté à l'autre.

Source : MNHN, Paris

Par étalement et relèvement des plumes caudales, gonflement et abaissement des ailes, la posture évolue en R puis en T (fig. 74). Les oiseaux se placent, généralement, de trois quarts les uns par rapport aux autres, voire même (en posture T) tête-bêche ou, s'ils se font face, détournent la tête et relèvent le bec. Ces attitudes s'accompagnent de cris rythmiques et de chants courts ; elles comportent des tortillements de l'arrière-train, avec parfois des basculements latéraux (fig. 74 U) où le corps est abaissé dans la direction du partenaire.

Généralement, les individus ne viennent guère en contact physique, en dehors des accouplements ou des conflits territoriaux ; dans ce dernier cas, lors de la défense communautaire, les adversaires peuvent s'agripper mutuellement par les pattes et se laisser tomber en chute libre à travers les feuillages. Nous avons cependant noté, à plusieurs reprises, une réaction vis-à-vis d'un individu qui s'est trop rapproché, s'exprimant par un rapide redressement du corps, avec élévation des ailes déployées qui se rejoignent sur le dos, tandis que le bec est présenté ouvert, dans une mimique de morsure. Nous avons aussi, après une alarme, vu un mâle qui venait, dans la posture Q (fig. 74), contre un autre membre du sous-groupe (femelle ?) en émettant des cris rythmiques faibles, pointant la tête vers lui, bec entrouvert. L'autre, dans l'attitude P (fig. 74) se recula un peu, en détournant la tête du côté opposé à son congénère. Ce dernier se rapprocha alors davantage et lui inséra son bec entrouvert dans les plumes du flanc, à travers celles de l'aile, le déterminant ainsi à partir plus loin.

Nous pouvons également ajouter que tout individu qui se trouve isolé de son groupe, ou sous-groupe, le rejoint en prenant la posture P (fig. 74), après avoir émis en vol un cri monosyllabique qui évoque beaucoup une note d'appel de *Motacilla*.

Vocalisations

La littérature ne fournit guère d'indications précises sur les émissions sonores de cet oiseau : les auteurs s'accordent à lui attribuer des séries de notes chuintantes. Bates (1909) mentionne cependant avoir entendu une fois un chant particulièrement mélodieux et varié (« rare sweetness and variety »), émis dans le haut des arbres par un oiseau qui utilisait une grande diversité de notes, dont certaines étaient des imitations de celles d'autres espèces comme *Dicrurus atripennis* et *Bias musicus*, mais qui incorporait aussi les cris chuintants habituels. Bates précise qu'un autre individu répondait. Il ne nous renseigne toutefois pas sur le contexte social de ces vocalisations : les deux émetteurs faisaient-ils partie du même groupe et quelle était la nature de la phonoréponse du second oiseau ?

Les données que nous avons recueillies permettent certes de mieux caractériser au plan acoustique les diverses émissions sonores tout en les replaçant dans la vie sociale de l'espèce. Toutefois, nous ne prétendons pas dresser un tableau exhaustif des vocalisations de *Fraseria ocreata*. Les difficultés de l'enregistrement des cris et des chants dans les conditions nécessaires à des analyses audiospectrographiques fines, ont été pour nous fort gênantes, en particulier pour étudier les divers jacassements qui, à l'évidence, constituent une série graduelle dans le système de communication à l'intérieur du groupe.

Cris des oisillons

Sur la fig. 75 (A et B) sont représentés les cris émis, à l'approche du microphone, par de jeunes oiseaux au nid. À l'oreille, ils nous ont semblé identiques à ceux que l'on entend à l'arrivée d'un adulte venant nourrir.

Il s'agit de cris rythmiques de structure complexe : notes vibrées, avec double modulation de la fréquence qui oscille globalement entre 5,5 et 8,5 KHz, surtout autour de 7-7,5 KHz. En fait la fréquence portante varie entre 6,5 et 7,5 KHz, modulée sur une fréquence de 70 Hz et avec une amplitude de 670 Hz. Les notes durent de 130 à 390 millisecondes. Les sonogrammes suggèrent que, lors de la prise de son, un seul oisillon criait fort (signaux associés à une intense sollicitation alimentaire). Les autres émettaient en sourdine, l'un des notes de même type que celles du premier individu, l'autre des cris simples, pulsés (pulses assymétriques à branche descendante très longue, d'une durée de 75 ms et d'une fréquence variant entre 6,5 et 5 KHz). Il semblerait toutefois que les notes du premier oisillon présentent, en tout début, une double tonalité (cf. fig. 75 B) : en attaque s'observe un son descendant de 5,5 à 4 KHz. Nous ne pouvons néanmoins pas exclure la possibilité de la superposition des cris de deux oisillons.

Source : MNHN, Paris

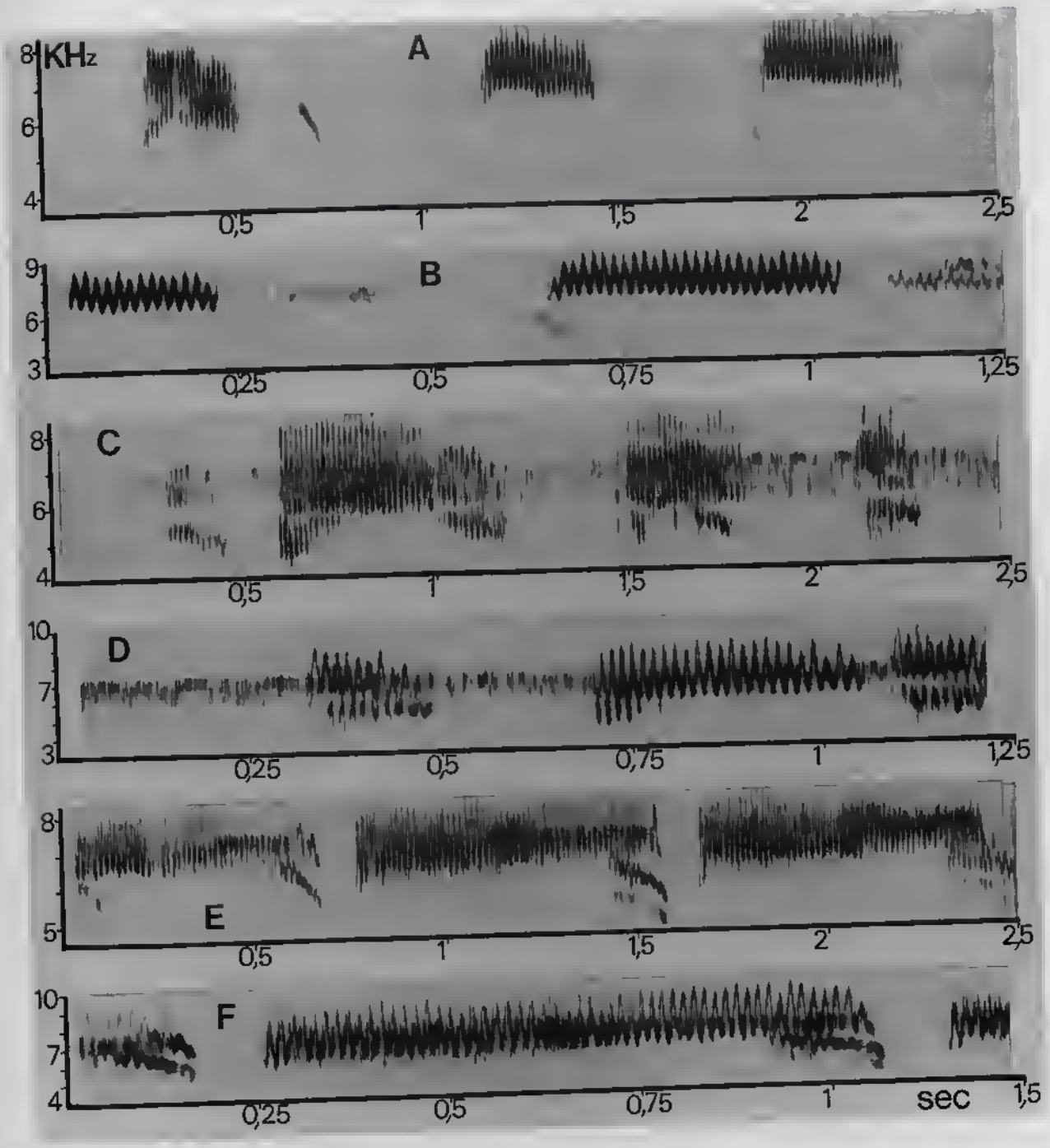


FIG. 75. — Cris des jeunes *Fraseria ocreata*.
A-B : au nid ; C-F : en main (deux types de cris : C-D et E-F).
A, C et E sont analysés en 80-8 000 Hz ; B, D et F en 160-16 000 Hz.

Source : MNHN, Paris

Tenus en main, les mêmes oisillons émettent deux types de cris. Le premier (fig. 75 C et D) est une série rythmique de deux sortes de notes vibrées : les unes longues (175-200 ms), les autres courtes (85-90 ms) ; la fréquence portante des premiéres demeure á peu prés constante, celle des secondes descend progressivement. Les deux présentent une double tonalité. Les notes longues ont une premiére fréquence portante entre 5 et 6 KHz et une autre entre 6 et 7 KHz, les deux étant modulées avec une amplitude de 920 Hz et une fréquence de 70 Hz. Les notes courtes ont une fréquence portante de 4,5 à 5,5 KHz et une autre de 6 à 7 KHz, toutes deux modulées avec une amplitude de 420 Hz et une fréquence de 70 Hz.

Le second type de cri traduit un niveau d'excitation plus élevé et peut être assimilé á un cri de détresse alors que le premier apparaîtrait plutôt comme un cri de panique. La structure de ce second type de vocalisation suggère qu'il résulte probablement du premier, par accolement de ses deux sortes de notes (fig. 75 E et F). La fréquence portante est centrée sur 7 KHz, modulée avec une amplitude variable de 625 á 900 Hz et une fréquence de 70 Hz. Les durées s'étalent de 330 à 425 ms. En fin de note, la double tonalité apparaît clairement, avec une composante descendante dont le son fondamental passe de 685 à 585 Hz et oú sont renforcées les harmoniques d'ordre 8, 9 et 10.

Cris des adultes

Comme nous l'avons indiqué dans l'introduction de ce texte relatif á *Fraseria ocreata*, les cris des adultes de cette espéce sont singuliérement difficiles á enregistrer correctement et ceci d'autant plus que leur structure physique particuliére les rend fort vulnérables aux effets déformants, ou de masquage, des écrans de feuillages et des multiples échos dus á la végétation forestiére. En outre, la distance á laquelle sont, en général, effectués les enregistrements fait que, dans beaucoup de cas, les sons relatifs à l'espéce étudiée ne se dégagent pas assez bien de l'ambiance acoustique forestière.

a) *Cris d'individus capturés*

La fig. 76 (A-F) illustre les appels rythmiques de deux individus manipulés lors de séances de baguage. En A et B sont représentés les cris de panique d'un oiseau pris dans un filet, dans lequel il se débat par intermittence. Il s'agit d'une longue série de notes chuintées ou, plutôt, d'un jacassement monotone dont les éléments rappellent fort certains cris du Geai des chênes *Garrulus glandarius*, Corvidae, ou de la Pie-griéche écorcheur *Lanius collurio*, Laniidae. Ces notes ont une durée moyenne de 210 ms et sont séparées par des silences de même valeur, ce qui donne un rythme de 2,5 notes par seconde. Ce sont des notes vibrées qui couvrent une large gamme de fréquences. Chacune apparaît presque comme une série très rapide de bruits blancs, bien que l'énergie soit surtout répartie entre 2 et 9 KHz et soit concentrée dans quelques bandes entre 3 et 6 KHz.

Les sonogrammes C á F (fig. 76) illustrent les cris émis par un individu tenu en main. Il s'agít de séries plus ou moins longues (0,6 à 2,4 secondes) de notes rythmiques. Celles-ci, d'une durée variant du simple au double (120 á 265 ms) apparaissent comme des unités sonores multi-impulsionnelles qui équivalent pratiquement á de rapides successions de bruits blancs, bien que l'énergie soit essentiellement concentrée entre 3 et 6,5 KHz. Une grande variabilité dans le rythme d'émission des impulsions ou clics (pour employer la terminologie de LEROY, 1979 : 44) est évidente. Les tracés montrent que la cadence est de 55 á 75 clics par seconde pour 30 % des notes, 105 á 135 pour 20 % et 150 à 190 pour 50 %. Il est pourtant difficile d'établir des catégories bien nettes. Vraisemblablement cette variabilité dans la structure des notes doit-elle jouer un rôle dans la gradation des signaux acoustiques chez cette espéce. Nous ne pouvons malheureusement pas le vérifier car nos enregistrements d'individus libres, et intégrés á des groupes en déplacement, n'ont pas été effectués dans les conditions nécessaires á ce genre d'analyse ; il eût fallu être á trés courte distance de la source sonore.

b) *Cris d'alerte et d'alarme*

La fig. 77 A illustre le type de vocalisation réguliérement utilisé par l'individu qui vient de détecter une source de danger potentiel (autres oiseaux alarmant dans le secteur ; observateur mal dissimulé ; bruit soudain, par exemple la fuite précipitée d'un céphalophe...). Il s'agit d'un cri rythmique qui dure prés d'une seconde et demie. Il consiste en une série de notes éraillées, émises à une cadence réguliére, d'une durée

Source : MNHN, Paris

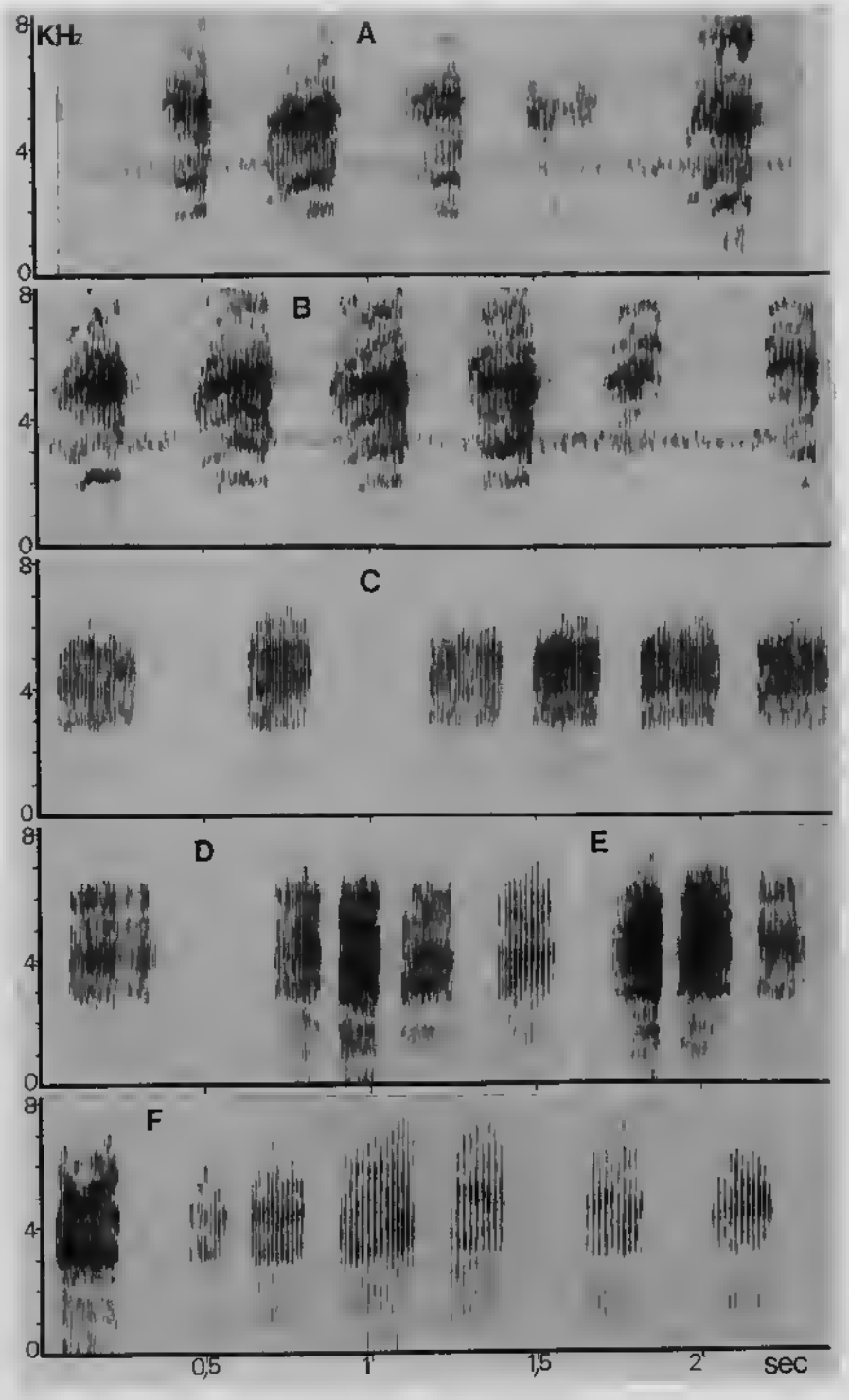


FIG. 76. — Cris des adultes *Fraseria ocreata*.
A-B : individu pris au filet ; C-F : individu tenu en main.

Source : MNHN, Paris

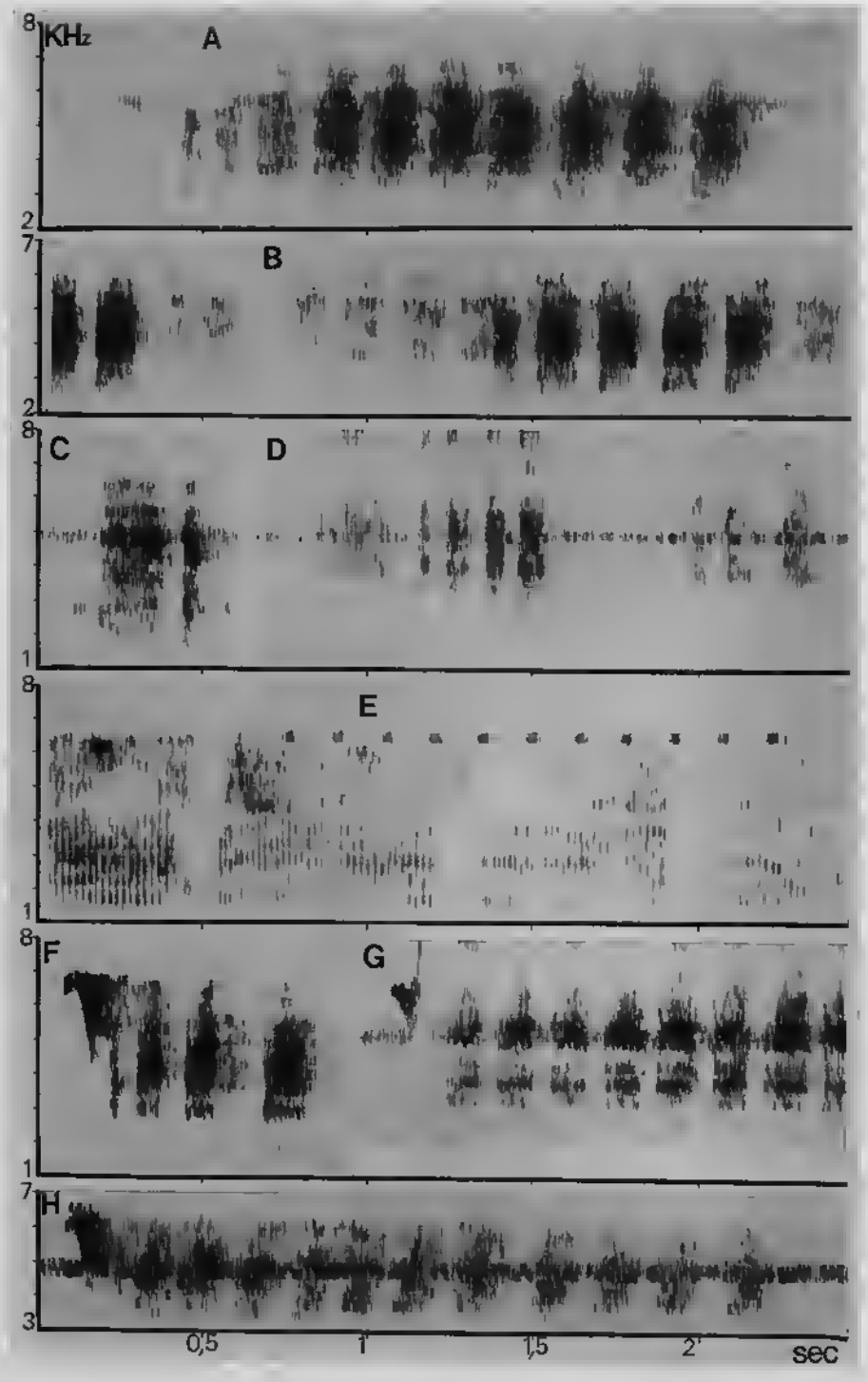


FIG. 77. — Cris des adultes *Fraseria ocreata*.
A : alerte ; B : alarme intense ; C : avant un envol ; D : leader d'un sous-groupe ; E : subordonné vis-à-vis du dominant ; F-H : dominant (voir texte).

Source : MNHN, Paris

unitaire de 110 à 130 ms, introduites par deux ou trois notes plus brèves qui vont toutefois en s'allongeant (elles passent de 60 à 110 ms). Ces notes ont une structure multi-impulsionnelle, présentant une concentration de l'énergie entre 3,5 et 6 KHz.

L'alarme intense, voire le harcèlement, par l'oiseau qui a localisé un danger réel ou potentiel, se traduit par des cris de même nature que les précédents mais qui sont émis en séries plus brèves (800-850 ms), séparées par des silences d'une seconde, et dont l'énergie, répartie entre 2,5 et 6 KHz, montre une nette concentration entre 3,5 et 5 KHz (fig. 77 B).

c) *Cris de contact entre partenaires d'un même groupe*

Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, nos enregistrements des cris utilisés dans la communication entre les individus d'une même unité sociale sont malheureusement de qualité médiocre, voire mauvaise. Par ailleurs, certaines vocalisations n'ont jamais pu être enregistrées. C'est le cas, en particulier, de ce que nous avons appelé « cri de bergeronnette » et que nous avons mentionné plus haut, à propos des individus isolés qui rejoignent le groupe, ou encore d'un couveur qui va à la rencontre de ses partenaires. Il s'agit très vraisemblablement d'une note pulsée, brève, comme les « tsit » et « psi » des oiseaux du genre *Motacilla* (cf. les sonogrammes *in* BERGMANN & HELB, 1982).

Nous présentons (fig. 77 C) un cri binaire que certains oiseaux émettent souvent juste avant un envol. En fait, nous suspectons fort que, dans la plupart des cas, ce soit le leader du sous-groupe qui lance cet appel, avant d'entraîner ses partenaires dans un déplacement sur plusieurs dizaines de mètres.

Ce cri, prolongé d'une courte mais intense série de notes brèves (fig. 77 D), se retrouve dans les vocalisations du dominant d'un sous-groupe lorsqu'il se rapproche de l'un de ses partenaires (dans l'exemple analysé, il s'agissait d'un mâle qui, dans l'attitude S de la fig. 74, approchait une femelle qui se tenait dans la posture O). Ici encore, les notes sont multi-impulsionnelles et montrent une concentration de l'énergie entre 3,5 et 5,5 KHz. Le cri du dominant (D), d'une durée de 680 ms, consiste en une longue note (220 ms), suivie d'autres, plus brèves mais qui s'allongent légèrement et de manière régulière, passant de 40 à 80 ms. Le partenaire émet un jacassement de 530 ms (D), plus lent (silences moyens de 75 ms contre 60 ms) et dont les notes demeurent à peu près égales (75 à 80 ms).

Un autre cri de subordonné, en posture U (fig. 74) devant un dominant très agressif, comme cela s'observe, notamment entre individus de sous-groupes différents, est illustré en E (fig. 77). Il s'agit d'une série continue de longues notes chuintantes, d'une durée unitaire de 675 à 800 ms, séparées par de courts silences de 120 à 140 ms, et dont l'énergie est répartie sur une large gamme de fréquences, surtout entre 1,5 et 4 KHz. On remarquera également que la cadence des clics qui composent ces notes n'est que de 55 par seconde.

Avec les tracés F, G et H (fig. 77), nous retrouvons des cris émis par le dominant. Ce peut être lors du déplacement du sous-groupe dont les membres chassent peu éloignés les uns des autres (F), ou lorsque ce meneur de la sous-unité doit maintenir son rang hiérarchique contre un partenaire qui le lui conteste (G), ou lorsque le sous-groupe retrouve son calme après un conflit territorial, ou simplement après que les leaders des divers sous-groupes se soient livrés à une joute de dominance mutuelle, ou lors d'une alarme collective (H). Ces cris sont, eux aussi, de nature rythmique mais sont organisés en strophes de 0,7 à 2,1 secondes qui se présentent comme une note pulsée suivie de trains d'impulsions. La note initiale dure de 85 à 115 ms et montre une fréquence dominante qui décroît rapidement de 6,5-7 KHz à 4-5 KHz. Les autres notes, où l'énergie est essentiellement répartie entre 3,5 et 6 KHz mais souvent avec une concentration nette entre 5 et 5,5 KHz, peuvent être progressivement allongées (de 85 à 130 ms) lorsque la strophe est courte ou demeurer sensiblement égales (100-120 ms) dans le cas contraire.

Ces exemples soulignent combien il est malaisé de classer les diverses vocalisations en catégories bien définies. Les difficultés dues à la qualité médiocre des enregistrements, elle même soumise aux conditions d'étude sur le terrain, ne suffisent certainement pas pour expliquer cela. Manifestement, il existe chez cette espèce un système graduel de communication, comme cela ressort aussi de l'étude des chants.

Source : MNHN, Paris

Chants

La transition entre la structure des cris et celle des chants n'est pas brutale. On passe en effet des premiers aux seconds par une variation dans l'organisation temporelle et, notamment, par la disparition progressive des trains d'impulsions qui sont remplacés par des notes plus pures. Nous avons distingué trois types de chants.

a) *Les chants courts*

Ce sont les chants les plus fréquents. Nous avons évoqué plus haut les contextes de leur émission. N'importe quel adulte, tant mâle que femelle, possède ce type de vocalisation.

Les sonogrammes A à D (fig. 78) illustrent divers chants du leader d'un sous-groupe : strophes émises à intervalles de temps irréguliers et qui servent, apparemment, d'une part à maintenir le rang hiérarchique de l'émetteur et, d'autre part, à assurer le contact avec les autres sous-unités du groupe. On remarquera que, d'un chant à l'autre, se retrouvent des caractéristiques propres à assurer une reconnaissance individuelle de l'émetteur. B et D sont particulièrement symptomatiques. Ce sont des chants émis lors de la progression « tranquille » du sous-groupe ; les oiseaux chassent et ne montrent guère d'interrelations agonistiques. Cette similitude se retrouve également en C qui concerne un chant de dominance : individu exprimant son rang vis-à-vis d'un partenaire. Cette signature individuelle existe aussi en A où l'émetteur — qui est alors le dominant du groupe — répond au leader d'un sous-groupe voisin qui se rapproche en amorçant une joute de dominance mutuelle. On notera combien la finale de ce chant rappelle les cris de dominance illustrés par la fig. 77 D.

Les tracés A et B (fig. 79) représentent le chant du leader d'un groupe dont les trois sous-unités sont réunies et catalysent une ronde de chasse d'insectivores. Ce chant, qui paraît jouer ici un rôle dans la proclamation territoriale, est émis à l'approche d'une autre ronde dans laquelle ne se manifeste cependant aucun *Fraseria ocreata*. On remarquera la première partie composée de notes gazouillées, contrastant avec la seconde, très semblable au cri d'alerte.

En C (fig. 79) est illustrée la phonoréponse du dominant d'un groupe au meneur d'un autre groupe qui manifeste sa présence à distance par des chants courts.

Le sonogramme D (fig. 79) présente un chant court émis par le leader d'un sous-groupe lors d'une joute de dominance mutuelle qui l'oppose à l'un de ses partenaires (dont on voit trois notes en sous-impression des 2e et 3e notes du leader).

Un autre chant de dominance (avec également en sous-impression quelques cris de subordonné) est illustré par E sur la fig. 79 ; il s'agit d'un mâle, dominant d'un sous-groupe, qui, avec un autre adulte, raccompagne au nid une couveuse. L'individu subordonné reste à l'écart tandis que le dominant lance, quand la femelle s'installe sur le nid, un chant gazouillé (fig. 80 A) dont certaines notes présentent une double tonalité (cf. le tracé B où le chant est analysé dans l'échelle 160-16 000 Hz).

Ces exemples montrent combien cette catégorie des chants courts que nous avons utilisée est arbitraire et inclut, en réalité, une grande variété de vocalisations. Celles-ci assument des fonctions fort diverses dans la communication acoustique et, au moins certaines d'entre elles, portent des caractères susceptibles de permettre la reconnaissance individuelle de l'émetteur. Il apparaît en outre que la distinction entre cris et chants n'est pas toujours évidente.

Les figures 81, 82 et 83, ainsi que le tableau 14 donnent les caractéristiques en temps (pour toutes les notes) et en fréquence (à l'exclusion des notes chuintantes dont l'énergie est répartie entre 2,5 et 6 KHz) de ces chants courts. Il ressort qu'ils ont des notes en moyenne plus brèves, mais d'une durée plus variable que celles des chants continus ou semi-continus, en rapport avec le fait que 49,7 % (85 sur les 171 analysées) de ces notes sont des trains d'impulsions. Leur organisation temporelle est plus régulière (les silences sont plus constants) et leurs notes non chuintées (non multi-impulsionnelles) utilisent des gammes de fréquences dans l'ensemble plus graves que celles des autres formes de chants. Ils durent de 1,3 à 4,2 secondes ($\bar{x}$ = 2 108,3 ms ; σ = 635,76 ; N = 16).

b) *Les chants semi-continus*

D'une durée variant entre 8 et 15 secondes, ils présentent une organisation en motifs ou courtes strophes, séparés par des intervalles très irréguliers. Ils incluent, en finale et parfois en introduction, des notes multi-impulsionnelles. Les figures 81, 82 et 83, ainsi que le tableau 14, récapitulent les caractéristiques temporelles de

Source : MNHN, Paris

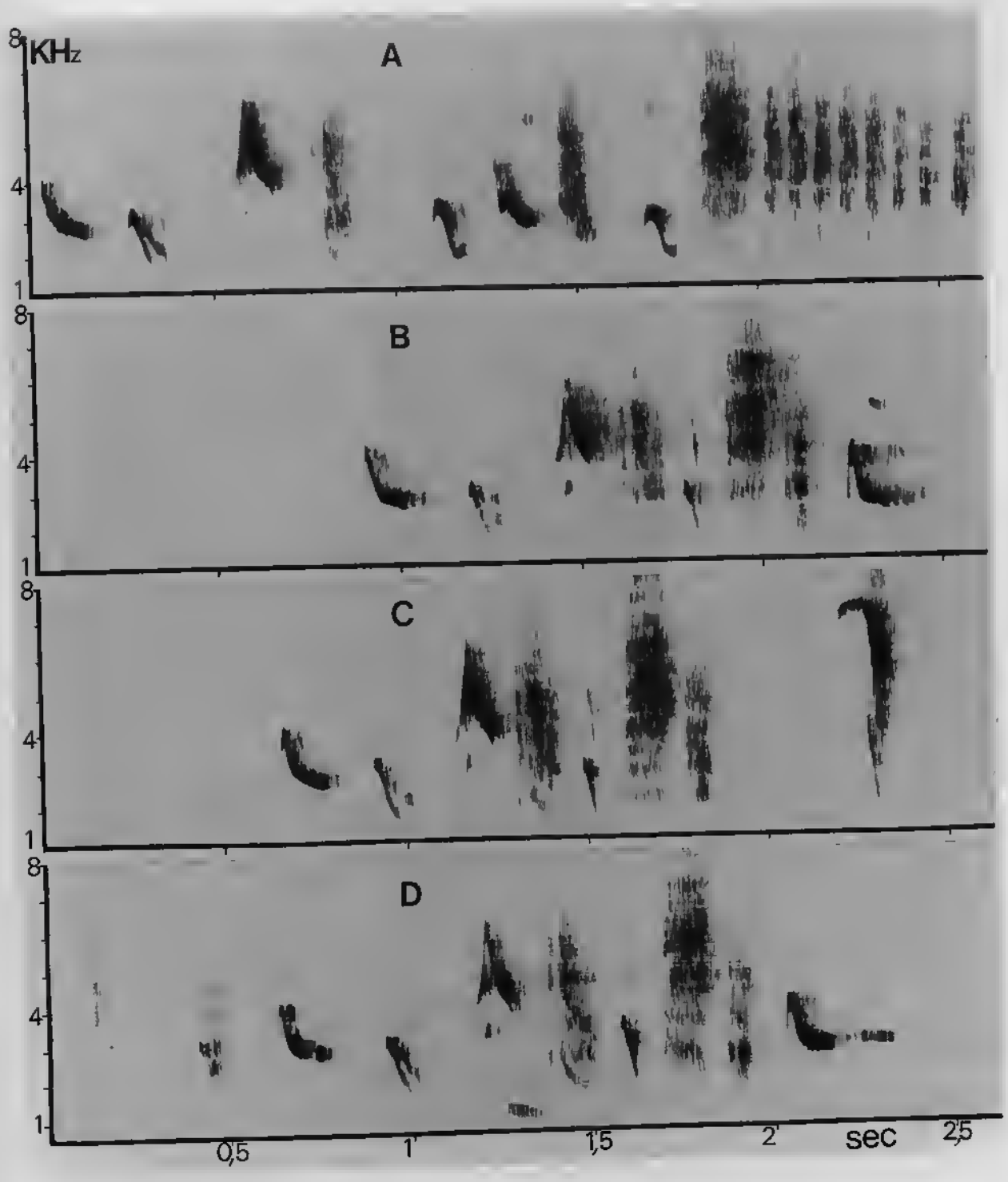


FIG. 78. — Chants courts de *Fraseria ocreata* (individu leader d'un sous-groupe).

Source : MNHN, Paris

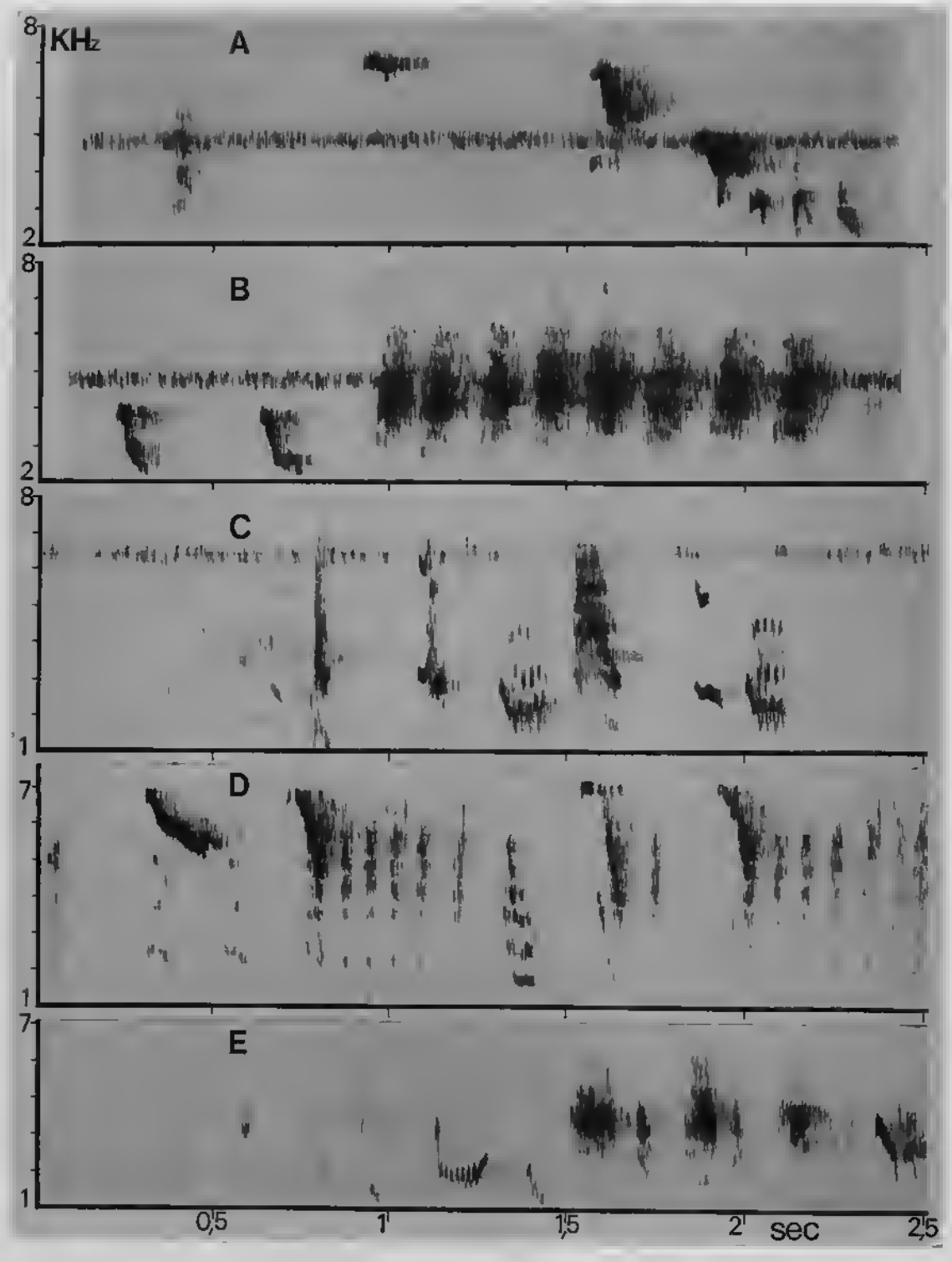


FIG. 79. — Chants courts de *Fraseria ocreata*.

A-B : leader d'un groupe (B est la suite de A) ; C : autre leader de groupe ; D : leader d'un sous-groupe (autre meneur de sous-groupe en sous-impression des 1re, 2e et 3e notes) ; E : dominant d'un sous-groupe (voir texte).

Source : MNHN, Paris

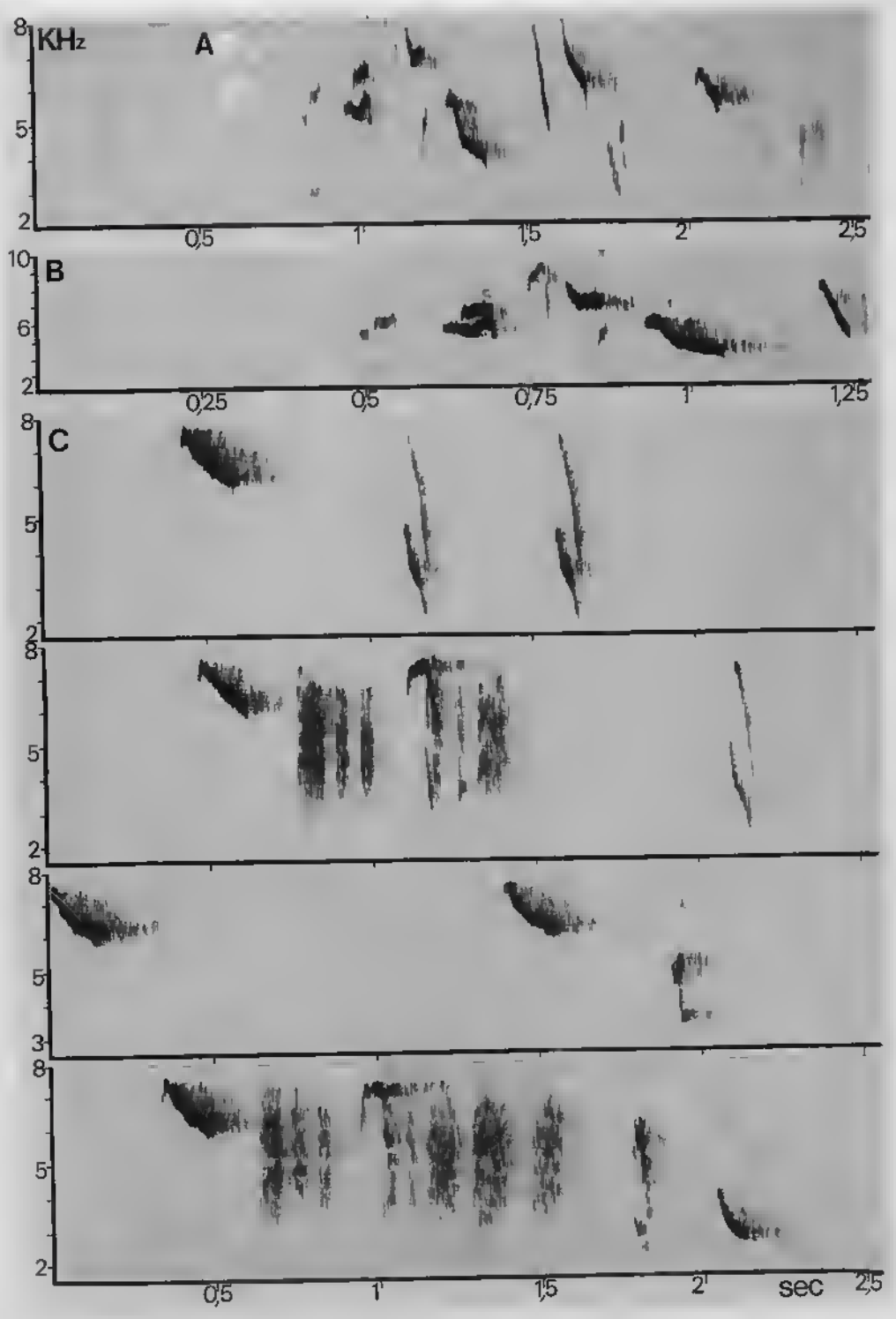


FIG. 80. — Chants de *Fraseria ocreata*.

A et B. — Chant court du leader d'un sous-groupe.
(A : analyse en 80-8 000 Hz ; B : analyse en 160-16 000 Hz pour montrer la double tonalité de certaines notes).
C. — Chant semi-continu d'un individu.

Source : MNHN, Paris

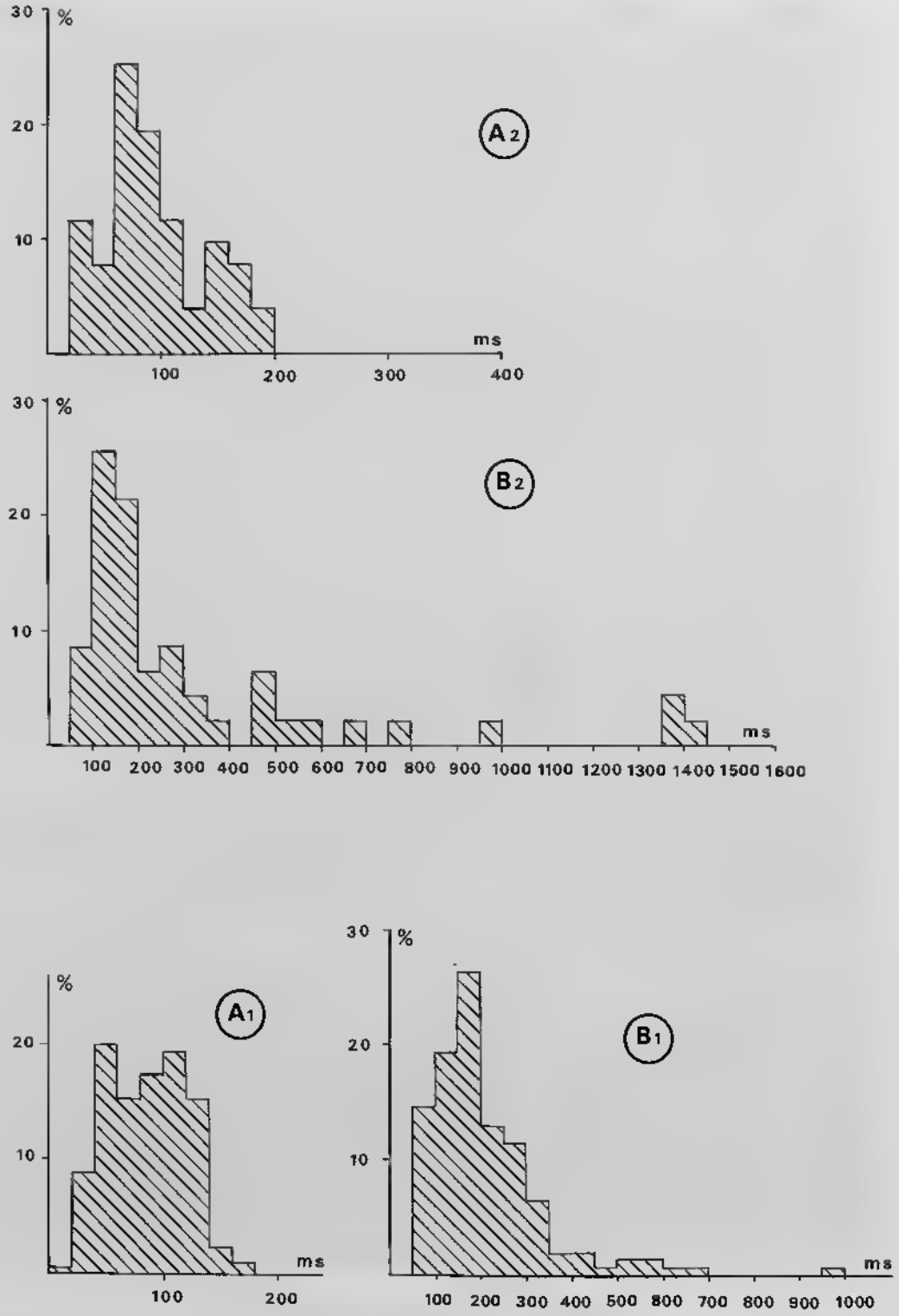


FIG. 81. — Caractéristiques du chant court (A1, B1) et du chant semi-continu (A2, B2) de *Fraseria ocreata*.
A. — Durée des notes.
B. — Intervalles entre notes.

Source : MNHN, Paris

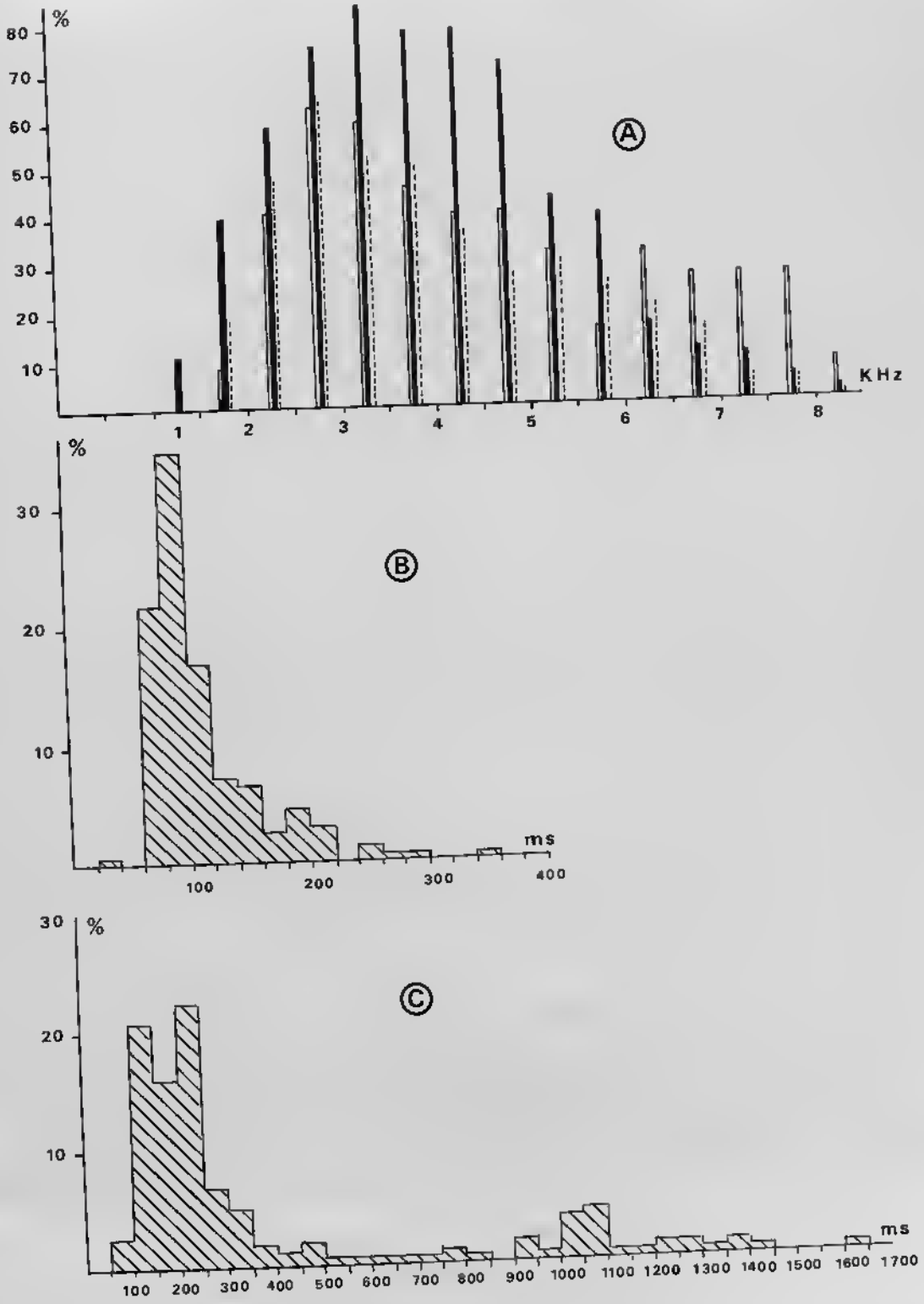


FIG. 82. — Paramètres physiques du chant de *Fraseria ocreata*.

A. — Fréquences utilisées (en blanc : chants semi-continus ; en noir : chants continus ; en pointillés : chants courts).
B. — Durée des notes du chant continu.
C. — Intervalles entre notes lors du chant continu.

Source : MNHN, Paris

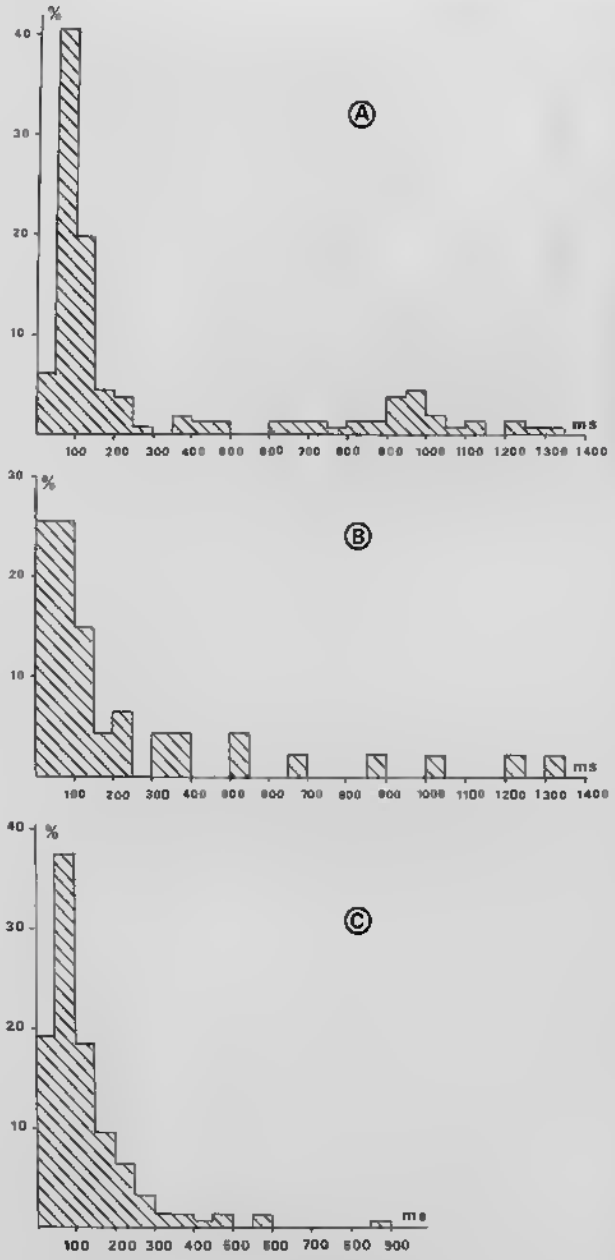


FIG. 83. — Durée des silences dans les chants de *Fraseria ocreata*.

A. — Chants continus (N = 163).
B. — Chants semi-continus (N = 47).
C. — Chants courts (N = 158).

toutes les notes et le spectre des fréquences utilisées pour les notes non multi-impulsionnelles, les notes chuintantes étant tout à fait comparables à celles des chants courts. Leur structure est donc manifestement intermédiaire entre celle des chants courts et celle des chants continus. La fig. 80 C illustre l'un d'eux : on remarquera la similitude entre ses motifs chuintés et les vocalisations de dominance présentées sur la fig. 79 D (précisons qu'il s'agit d'oiseaux différents et localisés en des points très éloignés).

Comme nous l'avons souligné plus haut, ces chants semi-continus sont émis par le leader du groupe, notamment quand ceux des autres sous-unités lui contestent son rang. Ils paraissent aussi jouer un rôle dans la signalisation territoriale, voire même dans la défense, car ils s'entendent lors de la rencontre de deux groupes.

c) *Les chants continus*

C'est à ce type de chants que fait apparemment allusion BATES (*loc. cit.*), bien que les notes chuintantes qu'il signale suggèrent un chant semi-continu. Comme nous l'avons mentionné plus haut, ils assurent la proclamation territoriale, que ce soit ou non en phonoréponse à un autre groupe qui se manifeste à distance. La fréquence des émissions spontanées augmente à l'approche de la nidification et durant celle-ci. Ces chants continus s'entendent bien sûr à longueur d'année puisque, comme nous l'avons déjà souligné, ils sont souvent émis après un conflit territorial, surtout quand la défense a été collective.

Seul le leader du groupe émet ce chant. Il se place très haut, généralement dans un émergent ou sur une branche morte qui surplombe la voûte forestière et, de là, lance son chant continu qui dure fréquemment plus de deux minutes sans interruption.

Les figures 82 et 83, ainsi que le tableau 14 précisent les caractéristiques temporelles de ces chants et la gamme des fréquences utilisées. On remarquera que les notes sont, globalement, plus longues et plus aiguës que celles des autres formes de chants. Les silences apparaissent, en moyenne, plus longs, mais cela ne résulte que de l'organisation temporelle du chant en motifs séparés par des silences bien plus longs que ceux qui existent entre les éléments constitutifs de ces motifs.

Pour préciser la structure de ces chants, nous avons analysé l'un d'eux, d'une durée de 123,5 secondes. Nous avons tracé la courbe de la modulation d'amplitude en fonction du temps (fig. 84), en utilisant diverses vitesses de déroulement, ce qui nous a permis, par recoupements

Source : MNHN, Paris

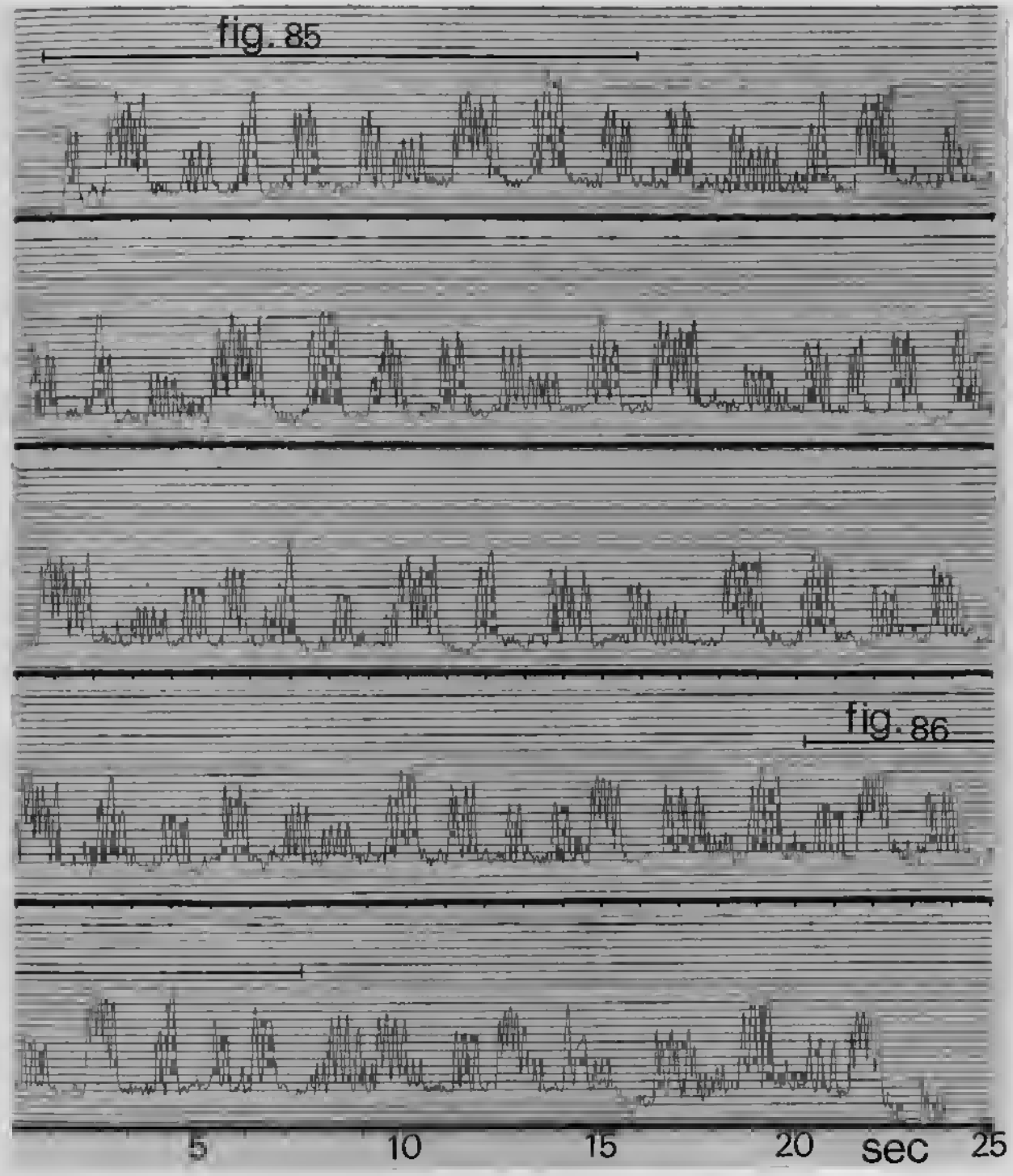


FIG. 84. — Chant continu de *Fraseria ocreata*.
(courbe de modulation d'amplitude en fonction du temps).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14. — Caractéristiques temporelles (en millisecondes) des divers chants de *Fraseria ocreata*.

	Durée des notes				Intervalles entre notes				Silences entre notes			
	N	$\bar{x}$	σ	CV	N	$\bar{x}$	σ	CV	N	$\bar{x}$	σ	CV
Chants courts	171	89,6	69,12	77,1 %	156	208,8	129,43	62,0 %	157	121,8	100,99	82,9 %
Chants semi continus	52	95,7	44,13	46,1 %	47	324,4	338,15	104,2 %	47	233,7	319,94	136,9 %
Chants continus	166	111,8	46,08	41,2 %	163	394,3	371,32	94,2 %	163	286,9	356,97	124,4 %

Note : Sont indiqués l'effectif (N), la moyenne ($\bar{x}$), l'écart-type (σ), et le coefficient de variation (CV).

avec des sonogrammes (fig. 85 et fig. 86), de déterminer la composition de tous les motifs.

Il apparaît que ces derniers sont émis à la cadence de 36 par minute. La durée unitaire moyenne est de 738,0 ms (N = 36 ; σ = 268,05 ; cv = 36,3 %). Les silences qui les séparent ont une valeur moyenne de 882,0 ms (N = 34 ; σ = 244,42 ; cv = 27,7 %). Le rythme de leur émission peut s'exprimer par la durée moyenne des intervalles entre l'attaque d'un motif et celle du suivant, qui est de 1 624,2 ms (N = 34 ; σ = 411,66 ; cv = 25,3 %), ou par la valeur moyenne du temps qui sépare le milieu d'un motif de celui du suivant, soit 1 635,7 ms (N = 34 ; σ = 324,92 ; cv = 19,9 %). Ce découpage séquentiel n'est pas sans rappeler celui du chant de nombreux *Turdus* (par exemple *T. pelios* en Afrique et *T. philomelos* en Europe).

Ces motifs comptent, en moyenne, 4,1 notes (N = 74 ; σ = 1,60 ; cv = 39,0 %), dont 38,2 % présentent des harmoniques. Les notes multi-impulsionnelles sont rares, en tout cas jamais en séries.

Un caractère frappant de ces chants est leur structure réitérative. Toujours dans l'exemple de la séquence analysée, seules 15 (4,9 %) des 304 notes sont différentes et entrent chacune dans la composition de 1 à 23 motifs (7 figurent dans moins de 5 motifs, 6 dans 9 à 15, 1 dans 21 et 1 dans 23). Ces notes sont individuellement répétées de 1 à 57 fois (5 le sont moins de 5 fois, 7 entre 18 et 25, 3 plus de 35). La fig. 87 illustre ce caractère réitératif des notes et montre leurs tendances associatives en fonction de leur rang d'ordre au cours du chant. Il est bon ici de préciser le rang d'émission de ces notes de base : 1 (1re), 2 (4e), 3 (5e), 4 (6e), 5 (10e), 6 (14e), 7 (15e), 8 (17e), 9 (20e), 10 (67e), 11 (113e), 12 (224e), 13 (264e), 14 (270e) et 15 (271e).

Il ressort qu'au début, le chant se diversifie rapidement par introduction de notes nouvelles (les notes d'ordre 1 à 9 s'inscrivent dans les 20 premiers rangs d'émission) puis il s'organise davantage autour de combinaisons itératives de ces notes. Les notes d'ordre 1 à 9 sont répétées de 18 à 57 fois chacune (moyenne : 29,9 ; σ = 14,62), les suivantes — à l'exception de la 12 qui l'est 25 fois — ne le sont seulement que 1 à 3 fois. Ces notes d'ordre 1 à 9 représentent à elles seules 269 notes du chant, soit 88,5 % des notes émises, et entrent chacune dans la composition de 5 à 23 motifs (moyenne : 13,1 ; σ = 5,97) qui totalisent 67 (90,5 %) des 74 motifs émis.

On remarquera aussi que seules 7 notes, sur les 15 utilisées, sont répétées en séries et constituent souvent des motifs monotones. Seules 6 de ces 7 notes, plus une autre, débutent 90,5 % des motifs (les notes d'ordre 2 et 6 en initient 43,2 %, ou 67,6 % si on leur adjoint les notes d'ordre 5 et 8).

La redondance du chant ne s'appuie pas que sur les notes, mais aussi sur les motifs dont certains montrent de nettes tendances associatives (fig. 88).

Comme pour les notes, leur organisation séquentielle procède d'une rapide diversification en début de chant (les numéros d'ordre des motifs 1 à 6 correspondent à leurs rangs d'émission), suivie d'une introduction, beaucoup plus lente, de nouveaux motifs, en moyenne un toutes les neuf notes. Sur les 74 motifs émis, 13 (17,6 %) sont singuliers, les autres ne sont que leurs répétitions, à de petites variantes près (les coefficients de variation s'étalent entre 3,7 et 26,7 %). On remarquera aussi que les 6 premiers motifs représentent 81,1 % du total émis.

Nous n'avons malheureusement pas de bons enregistrements des chants continus qui incluent des imitations des chants d'autres oiseaux.

Nous suspectons que cette organisation du

Source : MNHN, Paris

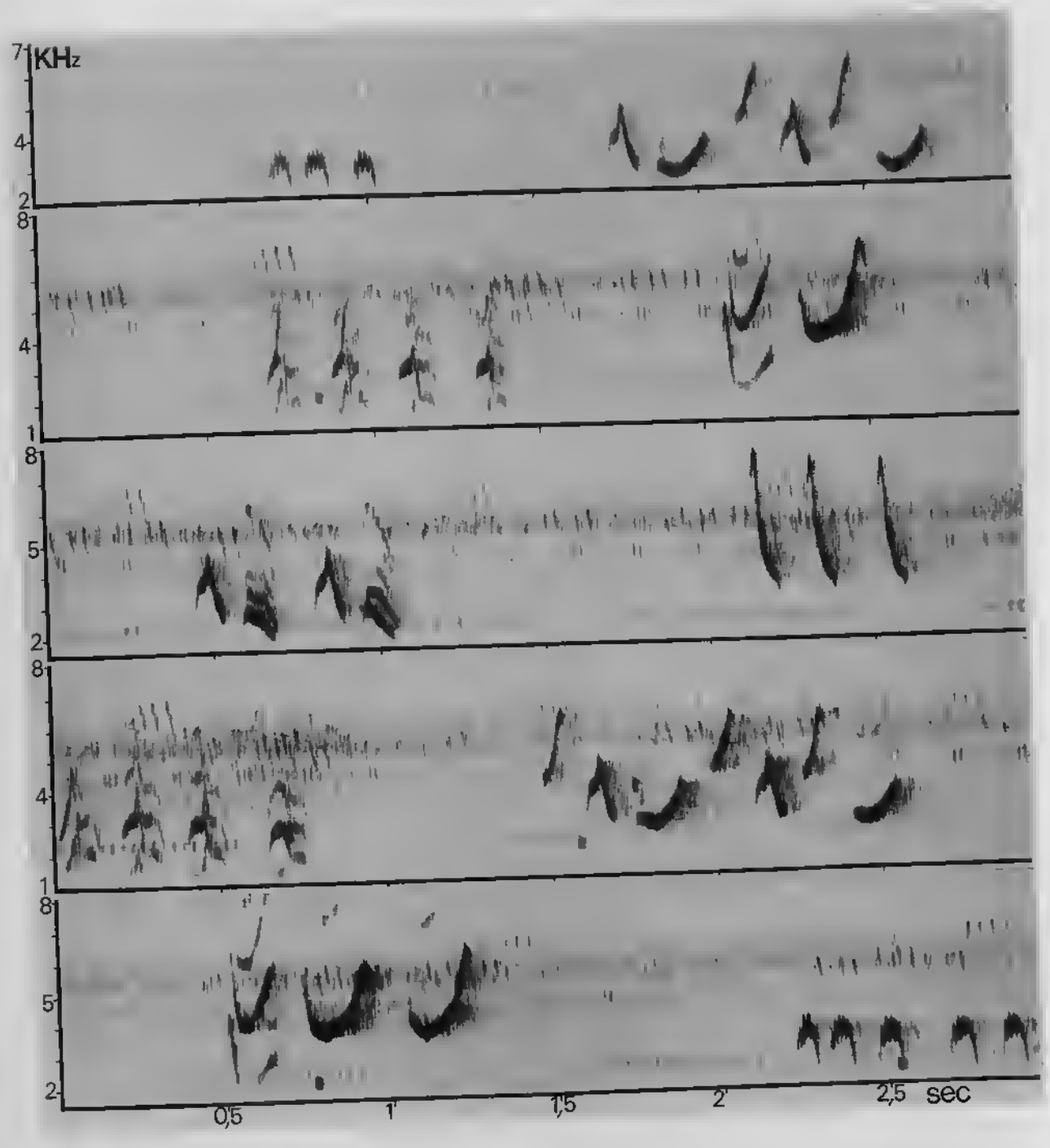


FIG. 85. — Chant continu de *Fraseria ocreata*.

Source : MNHN, Paris

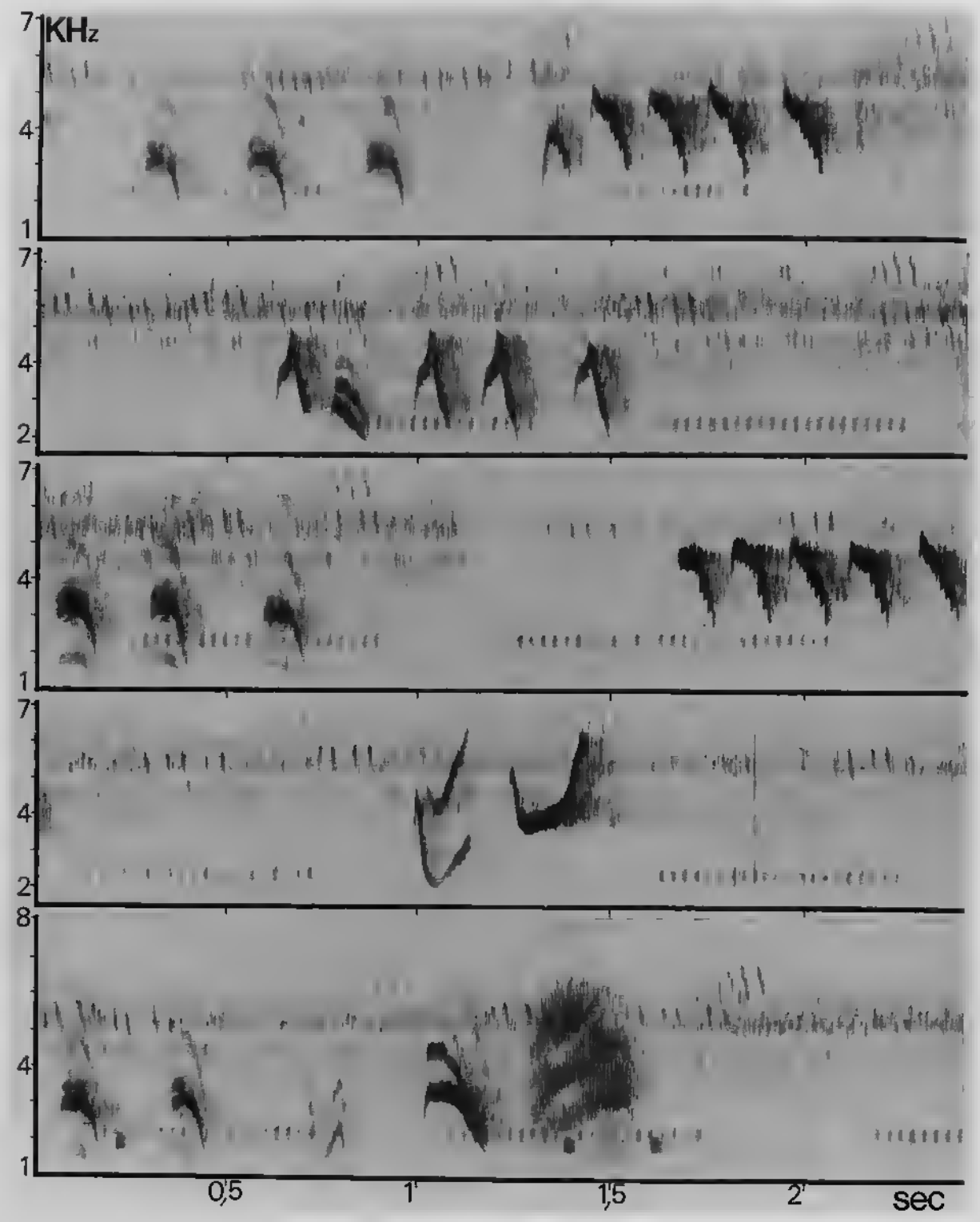


FIG. 86. — Chant continu de *Fraseria ocreata*.
(autre partie du chant débuté sur la fig. 85).

Source : MNHN, Paris

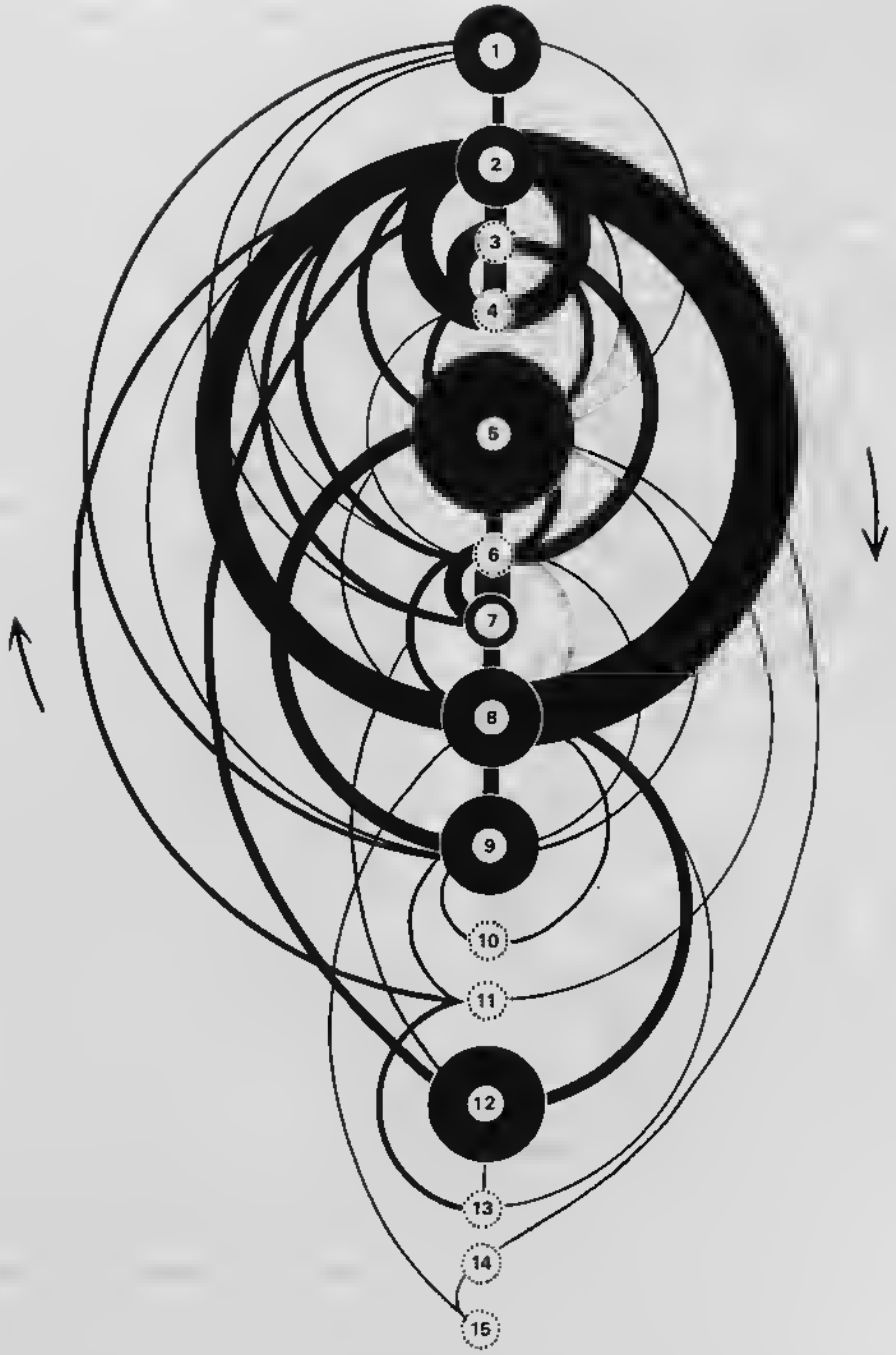


FIG. 87. — Relations associatives entre les notes de base dans le chant continu de *Fraseria ocreata*.

Les 15 notes qui entrent dans la constitution du chant sont désignées par leur n° d'ordre. Celui-ci est cerclé d'un trait dont l'épaisseur varie en fonction du nombre de fois où la dite note est répétée en séries monotones (elle se succède à elle-même) dans le chant. Les liaisons entre notes se lisent de haut en bas sur la ligne médiane (1 précède 2) et dans la partie droite de la figure (1 précède 5), mais de bas en haut dans la partie gauche (15 précède 8). A titre d'exemple, on voit que la note 5 se précède et se succède beaucoup plus à elle-même qu'elle ne le fait avec les autres notes. De même, la note 8 constitue des séries monotones et entre plus souvent dans des combinaisons 2-8 que 8-2.

Source : MNHN, Paris

chant, fondée sur une forte redondance contenue dans les notes et dans les motifs, et peut-être aussi sur l'utilisation d'éléments imitatifs, favorise une caractérisation de l'émetteur plus individuelle que spécifique. Le matériel à disposition ne permet pas de le démontrer.

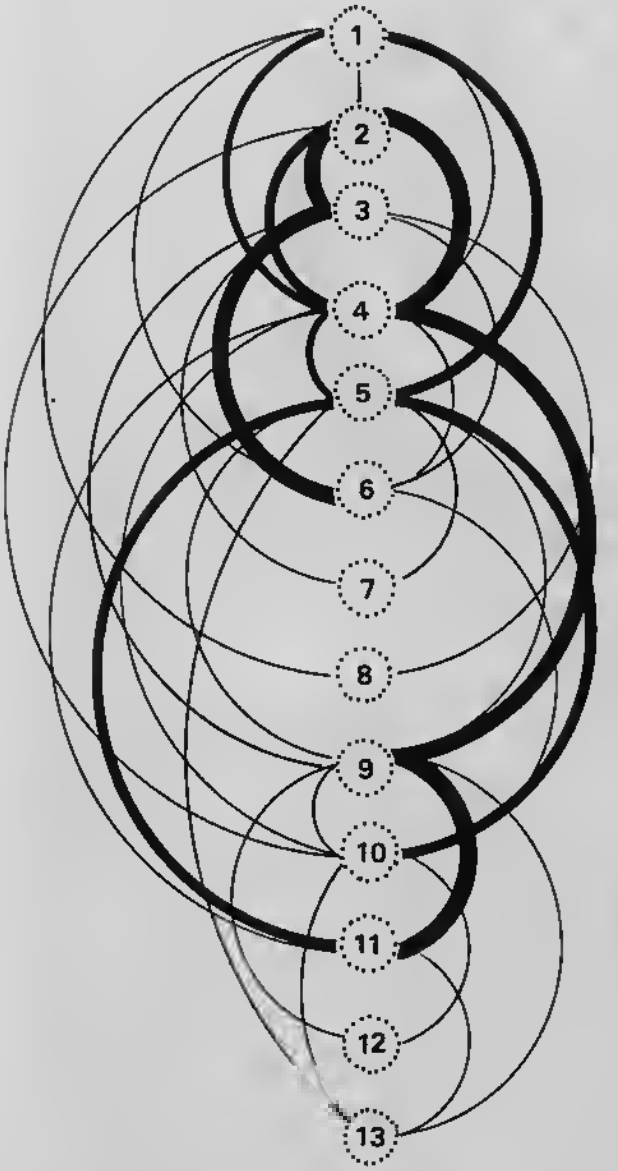


FIG. 88. — Relations associatives entre les motifs de base dans le chant continu de *Fraseria ocreata*.

La figure se lit comme la fig. 87. Ainsi, le motif 11 entre beaucoup plus dans les combinaisons 9-11 que 11-5.

NIDIFICATION

Au Zaïre, CHAPIN (1953), s'appuyant sur l'examen des gonades des individus collectés, notamment des mâles, pense que l'espèce doit nicher en toute saison dans l'Ituri, tandis que PRIGOGINE (1971), se basant lui aussi sur des autopsies, parle de reproduction en février, avril et juin dans l'Itombwe. Au Cameroun, BATES (1911), repris et précisé quant aux dates par MACKWORTH-PRAED & GRANT (1960 et 1973), a recueilli des preuves de nidification en septembre et décembre. Au Nigéria, ELGOOD (1982) rapporte une observation d'adultes nourrissant des jeunes hors du nid en octobre et cite MARCHANT (1953) qui mentionne une femelle ayant un ovaire actif en octobre. Au Libéria, au mont Nimba, COLSTON & CURRY-LINDHAL (1986) font état d'une femelle montrant un ovaire développé en janvier.

Dans le nord-est du Gabon, à M'Passa et environs, A. BROSSET, J.-M. LERNOULD et nous-mêmes avons obtenu des informations sur 10 cas de nidification constatée : 1 en octobre, 1 en novembre, 1 en décembre, 4 en janvier, 1 en février et 2 en mars. En outre, une femelle collectée en octobre était manifestement en ponte et un accouplement fut encore observé le 10 avril. Si nous pondérons ces données par le nombre et les dates des séjours effectués, il semblerait que le déroulement de la reproduction soit bimodal : un premier pic apparaît en début de la petite saison des pluies et un second à la fin de la petite saison sèche-début de la grande période pluvieuse.

Nous ne savons pas comment se constituent les couples et s'il existe des comportements particuliers à ces circonstances. Toutefois, dans un groupe de 11 individus qui venaient de raccompagner une couveuse au nid, un mâle — qui n'était pas le leader et dont la face n'était pas très noire — fut observé, à plusieurs reprises, se pressant latéralement contre une femelle, dans la posture T (fig. 74), avec les plumes de la queue largement étalées. Sa partenaire adoptait alors l'attitude O (fig. 74), mais avec la tête plus relevée et en redressant les rectrices déployées. Les deux oiseaux sautillaient côte à côte sur de grosses branches maîtresses couvertes de mousses et d'épiphytes. Plusieurs fois, le mâle près d'elle, cette femelle fut notée s'accroupissant dans des creux et y effectuant des mimiques de

Source : MNHN, Paris

construction : pivotements de la poitrine basculée vers l'avant, dégagements de petites feuilles sèches, arrachage de mousse et de fibres qu'elle disposait autour d'elle. Aucun oiseau de ce groupe n'étant bagué, nous n'avons pas pu déterminer s'il s'agissait d'une formation de couple ou d'individus déjà appariés et qui montraient des velléités de nidification.

Nous avons observé la construction du nid en deux occasions. Dans un cas, les trois adultes d'un sous-groupe arrivaient ensemble sur le site et, les uns après les autres, y disposaient les matériaux qu'ils avaient apportés. Dans le second cas, le groupe venait à proximité de l'arbre mort où était situé le nid, mais restait dans la voûte forestière : un seul oiseau à la fois allait construire, sans que nous puissions déterminer combien d'individus participaient réellement à l'élaboration du nid ; manifestement, il y en avait plusieurs. En diverses occasions, nous vîmes le leader se tenant près du site et, à l'approche d'un partenaire qui transportait des matériaux, prenant lui-même des lichens et une brindille dans le bec. Dans l'attitude représentée sur la fig. 89, il pivotait d'un côté à l'autre, en

FIG. 89. — Posture de *Fraseria ocreata*, leader d'un groupe paradant près d'un partenaire qui construit (voir texte).

étalant les rectrices et en tournant le dos à son conjoint, tant que celui-ci construisait. Quand son partenaire avait fini et repartait vers les autres membres du groupe, dans la voûte forestière, le leader lâchait alors ses matériaux et le suivait en émettant des chants courts. Ces constructions avaient essentiellement lieu entre 8 h et 9 h, puis entre 14 h et 16 h, c'est-à-dire durant les périodes de calme qui suivent les phases d'alimentation active. Les apports de matériaux se succédaient à une cadence moyenne d'un toutes les cinq minutes.

L'espèce ne semble pas être un nicheur cavitaire bien que l'un des dix nids trouvés ait été placé à 4 m de hauteur dans un trou d'arbre mort, isolé dans une plantation de manioc. Les sites occupés sont essentiellement des niches. Celles-ci consistent soit en loges de pics ou de barbus éventrées, soit en évidements sous des touffes d'épiphytes, à la partie supérieure de troncs morts encore sur pied, hauts de 2 à 7 m (2 fois). Il peut aussi s'agir de semi-cavités dans les systèmes racinaires des grosses touffes d'épiphytes qui recouvrent les troncs (2 fois), ou les branches maîtresses (1 fois) des arbres. Nous avons aussi observé un nid encastré dans une large anfractuosité, à l'extrémité d'un long moignon horizontal d'une épaisse branche morte qui s'était cassée en éclatant. Deux autres ont été observés à faible hauteur dans les débris végétaux plus ou moins décomposés, apportés par les crues du fleuve et retenus sur les branches tombantes au-dessus de l'eau ou des rochers de la rive. Le dernier était placé dans la loge constituée par une plaque métallique de serrage et la partie évidée d'une alvéole dans un pylône en ciment d'une ligne électrique.

La hauteur à laquelle les nids sont édifiés varie bien sûr selon la nature du support (0,5 à 1 m pour ceux installés dans les débris de crue accrochés aux branchages, 2 à 22 m pour les autres) : pour les 10 nids gabonais observés, nous obtenons une valeur moyenne de 5,9 m ($\sigma = 6{,}22$).

Les deux nids trouvés par BATES (1911) étaient placés dans des nodosités évidées ; cet auteur les décrit sommairement comme des masses de minces fibres, avec une grande coupe intérieurement garnie de radicelles. Ceux que nous avons examinés leur correspondent bien : une assise volumineuse, mais peu tassée, de 9 à 10 cm de diamètre, généralement constituée de feuilles mortes (surtout des rachis), de racines, de grosses radicelles et de crampons d'épiphytes. La coupe (de 5,5 à 7,5 cm de diamètre et de profondeur) est bien faite, capitonnée avec des lambeaux de limbes de feuilles décomposées et d'écorces souples dilacérées ; elle inclut souvent aussi des marasmius.

Nous n'avons vu l'accouplement qu'en deux occasions. La femelle sollicitait le mâle en adoptant la posture O (fig. 74) mais en maintenant les rectrices très étalées et en gonflant le plumage du croupion. Elle ouvrait largement et refermait très rapidement les ailes, dans le plan horizontal. Les mouvements devenaient des tremblements, à mesure que, dans la posture T (fig. 74), son

Source : MNHN, Paris

partenaire se rapprochait en tortillant nerveusement l'arrière-train. L'accouplement était bref ; nous n'avons pas observé de nourrissage rituel.

Les œufs que nous avons vus correspondaient fort bien à la description, et à l'illustration qui l'accompagne, de BATES (1911 : 250 et Pl. IX, fig. 12) : couleur générale vert olive clair ou ocre jaune, coquille longitudinalement rayée par des macules oblongues brun sombre, brun-rouge et gris foncé, surtout au gros pôle, qui masquent presque complètement la teinte de fond ; dimensions : 21 × 17 mm (cf. aussi BROSSET, 1971).

Les deux nids apportés à BATES (*loc. cit.*) par ses collaborateurs camerounais contenaient respectivement 2 œufs et 1 jeune. BANNERMAN (1936) cite BÜTTIKOFER qui fait état d'une ponte de 3 œufs au Libéria (race *prosphora*). Les sept pontes que nous avons pu vérifier au Gabon se composaient toutes de 3 œufs, sauf une de 2. Les œufs sont pondus à la cadence d'un par jour.

Un seul oiseau — apparemment une femelle, d'après la coloration céphalique — assure l'incubation qui dure 17 jours (une seule donnée sûre), et qui commence dès la ponte du dernier œuf. Nous avons observé le déroulement de la couvaison à un nid et recueilli quelques informations plus épisodiques à un autre. Au nid le mieux suivi, le groupe comptait 12 individus ; à l'autre, il ne fut pas dénombré avec exactitude mais concernait au moins une dizaine d'oiseaux. Les phases d'incubation duraient de 65 à 110 mn (plus courtes le matin et en fin d'après-midi, plus longues durant les heures chaudes) et les absences du nid de 20 à 40 mn.

Le départ du couveur s'effectuait toujours dans les mêmes circonstances. Le groupe se rapprochait, on entendait alors de nombreux chants courts. Puis, le leader, chantant activement, se plaçait à une dizaine de mètres du nid, parfois dans l'arbre même, toujours dans un emplacement qui lui permettait de surveiller efficacement les environs. Souvent, un autre adulte venait alors à courte distance du nid et accompagnait le couveur qui, émettant des cris de bergeronnette, s'élançait dans la direction du leader qui se joignait à eux, puis tous s'éloignaient avec les autres membres du groupe. Nous n'avons jamais vu le couveur partir seul : au moins un sous-groupe se tenait dans les proches environs. Quand le couveur était au nid, le groupe circulait sur le domaine vital mais revenait régulièrement dans le secteur où le couveur le rejoignait ou non. Nous avons, à plusieurs reprises, vu au moins 2 individus différents qui le nourrissaient.

Le retour au nid s'effectuait de la même façon, le groupe (ou le sous-groupe) raccompagnant le couveur ; seuls le leader et un autre adulte, parfois un troisième, venaient à moins de 20 m du site. Là encore, le dominant assurait la surveillance des alentours en émettant des chants courts, les autres individus n'ayant qu'un rôle d'accompagnateurs.

Hors du nid, le couveur était pris en charge par le groupe. Certes il s'alimentait à l'occasion par lui-même mais — du moins pour l'individu que nous avons le mieux suivi — la plupart de ses proies lui étaient fournies par ses compagnons. Ceux-ci lui délivraient régulièrement, entre autres, de grosses chenilles : nous avons observé qu'au moins 5 oiseaux du groupe le nourrissaient.

Nous n'avons pu suivre l'élevage des jeunes au nid qu'en un seul cas où un trio d'adultes alimentait trois oisillons dans un nid situé dans un pylône de ligne électrique près des garages du laboratoire. Les trois oiseaux apportaient de la nourriture mais deux venaient toujours ensemble, le troisième se tenant un peu à l'écart ou circulant seul. Deux étaient bagués (l'oiseau isolé et l'un des deux autres) et, d'après leurs caractéristiques morphologiques, nous parurent être des femelles adultes. Si tel était bien le cas, le fait qu'ils soient ensemble pendant presque onze ans et demi, au moins, suggérerait fort que les unités sociales de faible effectif ne consisteraient pas uniquement en groupes familiaux : il pourrait s'agir de cas de polygamie stable.

Les jeunes sont essentiellement nourris avec des grosses proies (surtout des chenilles, mais aussi des mantes, des Orthoptères et des Hétérocères) qui leur sont apportées, en moyenne, toutes les 40-45 mn en début d'élevage, puis toutes les 30 mn par la suite. Sur 20 nourrissages observés avec identification des individus, en dehors des moments d'essaimage des termites : 10 l'ont été par le mâle non bagué et 5 par chacune des femelles. Lors des nombreux essaimages de termites qui avaient lieu à cette époque (novembre), les trois oiseaux, tous aussi actifs les uns que les autres, en délivraient sans cesse de pleines becquées aux jeunes.

À un autre nid qui concernait un groupe d'une dizaine d'oiseaux, nous avons observé au moins

Source : MNHN, Paris

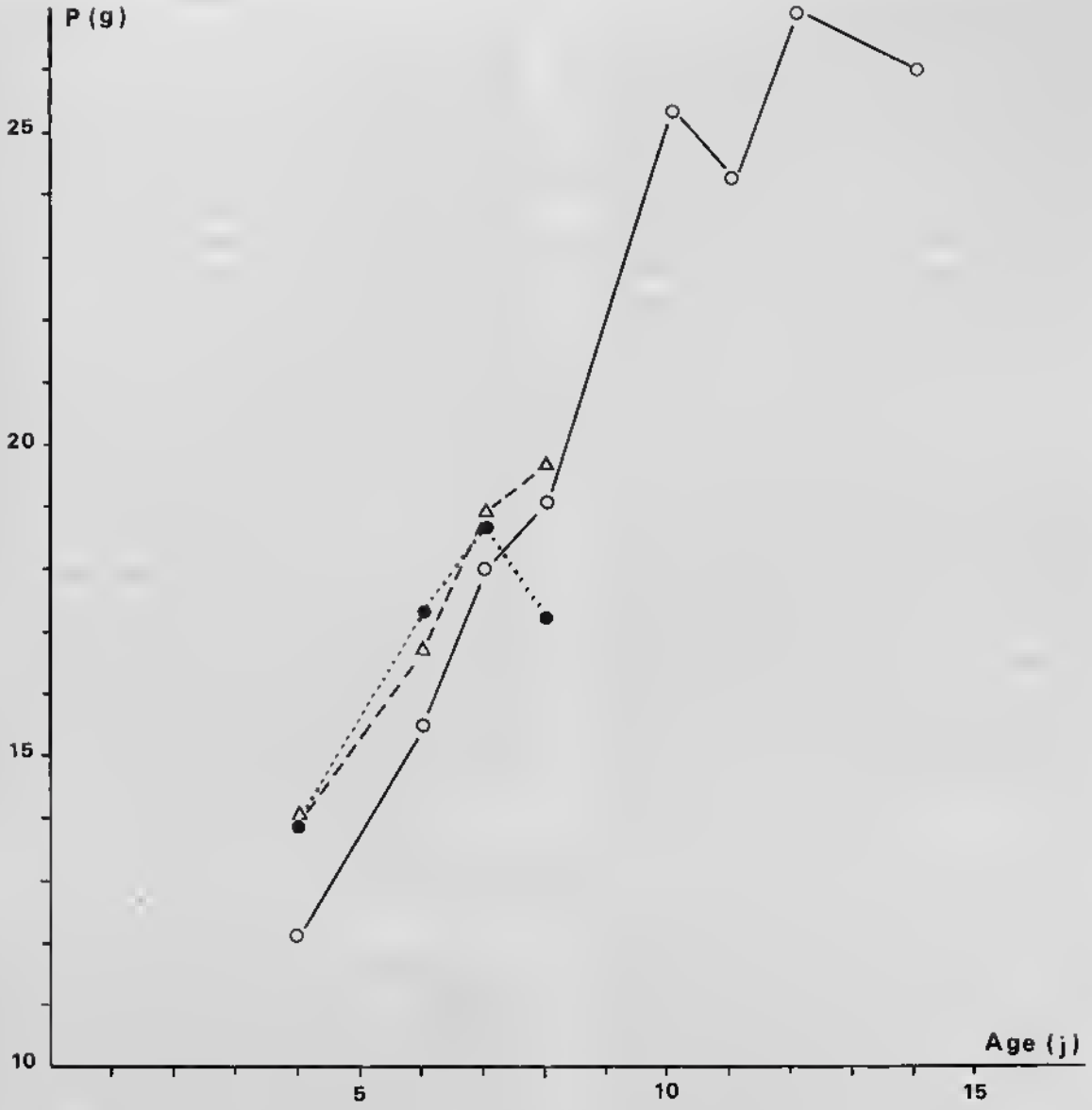


FIG. 90. — Données sur la croissance pondérale de 3 *pulli* d'une même nichée de *Fraseria ocreata*.

L'oisillon (1, cercles pleins) a disparu, victime d'un prédateur (apparemment un serpent) qui a tué le (2, triangles évidés), retrouvé mort dans le nid ; (3, cercles évidés) s'est envolé à l'âge de 16 jours.

5 individus (un trio et deux autres adultes) donnant de la nourriture aux trois jeunes qu'il contenait.

La fig. 90 illustre la croissance pondérale des oisillons d'une nichée. Le séjour au nid serait d'une quinzaine de jours : 16 dans le cas étudié.

Nous ne savons pas exactement pendant combien de temps les jeunes sont nourris après leur envol. Nous avons cependant observé, durant un mois, un groupe donnant de temps en temps la becquée à deux grands juvéniles qui devaient être, au début des observations, sortis du nid depuis déjà un minimum de trois semaines puisque leur taille et leurs proportions égalaient celles des adultes.

MUE

Les jeunes et la majorité des adultes effectuent leur mue annuelle (partielle pour les individus de

Source : MNHN, Paris

première année, complète pour les autres) en mars, en fait entre la mi-février et la fin avril. Nous avons toutefois capturé un adulte en pleine mue en novembre (le seul sur six examinés ce mois là). Nos données ne sont cependant pas suffisantes pour affirmer qu'un léger pic de mue existerait aussi à cette époque, fin de petite saison des pluies.

Le renouvellement des rectrices et des rémiges primaires s'effectue selon un mode centrifuge, celui des rémiges secondaires est centripète.

Production et mortalité

À défaut d'avoir capturé et marqué des groupes entiers, nous ne pouvons rien dire quant à la production de jeunes par unité sociale et par cycle annuel, ni sur les taux de survie des diverses classes d'âge. Nous rappellerons ici la longévité remarquable de deux femelles d'un sous-groupe : au moins 7 ans et 8 mois de port de bague. Compte tenu de l'acquisition du plumage définitif à l'âge de 15-16 mois, ces oiseaux avaient au moins neuf ans lors de leur dernier contrôle.

Sur les 7 nids où la ponte a été vérifiée, seuls 3 (42,9 % ont eu des jeunes à l'éclosion et 2 (28,6 %) des jeunes à l'envol. Si nous calculons sur les 20 œufs pondus : 8 (40 %) seulement ont éclos, et 3 (15 %) ont donné des jeunes à l'envol.

Les causes de ces importants taux d'échec sont à rechercher essentiellement dans la prédation. Malheureusement, les prédateurs demeurent non identifiés. Dans deux cas, nous avons retrouvé les nids très fraîchement déchiquetés, tandis qu'un Petit Serpentaire *Polyboroides typus* (pilleur de nids bien connu) circulait dans le secteur. Le nid que nous avons étudié et où nous avons suivi la croissance des jeunes, parut avoir reçu la visite d'un serpent : un jeune disparu et l'autre mort, tuméfié.

Dans un cas cependant, la ponte — à éclosion — placée dans les branchages à faible hauteur au-dessus d'un rocher, fut en partie détruite (et abandonnée par la suite) par une violente tornade qui détrempa, bouscula et démantela la masse des débris végétaux apportés par les crues et où était enchâssé le nid.

Nous n'avons pas constaté ou recueilli des indices de la présence d'une seconde ponte normale ou de remplacement dans un même cycle annuel.

FRASERIA CINERASCENS

L'étroite dépendance de cette espèce vis-à-vis du bord de l'eau, associée aux faibles luminosités qui règnent dans les endroits où elle se localise, font qu'elle ne se laisse généralement observer que de manière épisodique par celui qui ne la recherche pas spécialement. L'indigence de la littérature la concernant en apporte la confirmation. Les auteurs sont en effet, en grande majorité, remarquablement muets sur la biologie de cet oiseau dont seuls Serle (1954), Brosset (1971) et Germain *et al.* (1973) décrivent la nidification.

Unité sociale

Cette espèce vit à l'évidence en couples, selon un système d'appariement monogame. Les quelques données, recueillies par l'observation et le suivi d'oiseaux porteurs de bagues colorées qui permettaient de les individualiser, indiquent la pérennité des liens étroits qui unissent les partenaires des couples, même en cas d'échec de la reproduction : deux couples bagués en octobre 1973 étaient toujours présents au même endroit en 1974, 1975, 1976, 1977 (en 1981 nous n'avons malheureusement pas été en mesure de vérifier s'ils étaient toujours là) et en 1985.

Territorialité

Nous avons précisé ailleurs (Erard, 1987) la répartition linéaire et régulière des unités sociales le long des rives des cours d'eau, avec toutefois une occupation assez complète de la surface des îles du fleuve. Les domaines vitaux, de l'ordre d'un hectare et demi et incluant environ 150 m de berge (Erard, 1987), sont défendus à lon-

Source : MNHN, Paris

gueur d'année et peuvent donc bien être qualifiés de territoires.

Les partenaires du couple circulent chaque jour sur l'ensemble de la superficie qu'ils contrôlent. Ils passent cependant la majeure partie de leur temps dans une étroite bande, le long de la rivière. Ainsi que nous l'avons signalé ailleurs (ERARD, 1987), ils exploitent leur domaine de manière plus uniforme durant la grande saison sèche, s'éloignant davantage au-dessus de la terre ferme.

Alors que la femelle parcourt tout le terrain de façon régulière, le mâle, en raison des contraintes de la défense territoriale, imposées par la faible longueur de rive disponible, concentre ses activités sur les limites de son canton, ou, du moins, y fait de très fréquentes incursions.

En dehors de la période de nidification, le rythme d'activité journalier suit celui des autres insectivores forestiers. Du lever au coucher du soleil, les oiseaux recherchent leur nourriture en faisant des pauses de 30 à 45 minutes entre des phases d'intense activité qui durent de 40 à 60 minutes. Les oiseaux sont particulièrement actifs le matin, jusqu'en début d'après-midi, marquant ensuite une nette période de repos de 13-14 h à 16-17 h, puis entrent dans une seconde phase active vespérale qui est cependant moins intense que la première. En période de reproduction, ce schéma général est évidemment modifié par les contraintes de l'incubation et/ou de l'élevage des jeunes.

Durant les périodes calmes et peu importe l'heure, les oiseaux se baignent fréquemment, soit en volant une dizaine de fois dans l'eau depuis un perchoir à faible hauteur, soit en y pénétrant après avoir sautillé sur la rive. Dans le premier cas, l'individu s'élance et heurte l'eau avec son ventre dans un vol sur place, bruissant non seulement parce que les ailes relevées vibrent pour assurer la portance à chaque battement mais parce que ce faisant, l'oiseau asperge son corps avec les gouttelettes projetées par les rémiges qui touchent l'eau. Puis, il retourne sur son perchoir où il s'ébroue et lisse longuement ses plumes avec son bec. Dans le second cas, l'oiseau pénètre dans l'eau en sautillant, s'y plonge à demi avec des mouvements rapides des ailes déployées, des basculements d'un côté à l'autre, et des torsions des rectrices étalées, puis il va se percher à faible hauteur et lisse consciencieusement son plumage.

Nous avons aussi, notamment durant la grande saison sèche, régulièrement observé les oiseaux qui prenaient des bains de soleil en gonflant le plumage des parties exposées, conservant les ailes tombantes et entrouvertes, ou les étalant alternativement l'une après l'autre, et maintenant ainsi une position étirée dans un plan oblique.

En dehors de la période de nidification, les partenaires du couple ne se tiennent que rarement très près l'un de l'autre : une distance d'une ou même plusieurs dizaines de mètres les sépare. En fait, c'est le mâle qui patrouille sans cesse sur son territoire, notamment sur les bordures (cf. ERARD, 1987). Dans l'attitude F de la fig. 74, il chante très fréquemment, ce qui lui permet à la fois d'assurer la proclamation territoriale et de maintenir le contact avec sa conjointe. Quand il est trop éloigné de cette dernière (à plus de 30 m), il s'en rapproche régulièrement pour se mettre en évidence sur un perchoir bien dégagé où il chante, tout en adoptant une posture qui évoque tout à fait celle illustrée sur la fig. 74 Q à propos de *F. ocreata* et en développant au maximum les taches blanches supralorales.

Quand un oiseau perçoit un bruit ou un mouvement suspect dans son environnement, il traduit son inquiétude en s'immobilisant dans les positions A ou B de la fig. 9, ou bien E de la fig. 8, selon que l'intention de fuite est plus vive : les marques blanches des lores s'effacent de plus en plus. Davantage alerté, par exemple par l'approche d'un observateur non dissimulé, il marque une élévation du niveau d'excitation en abaissant et relevant, lentement et spasmodiquement, ses rectrices fermées, tout en entrouvrant les pointes de ses ailes tombantes, tandis qu'il expose de nouveau ses taches supralorales. Son attitude est celle de la fig. 9 E ; l'oiseau rappelle tout à fait, par sa silhouette rondelette, le Rougegorge européen *Erithacus rubecula* dans la même situation. Nous décrirons plus loin les réactions de l'espèce face à un Grand Duc *Bubo poensis* empaillé mis près des nids.

Tant qu'il patrouille sans obtenir de phonoréponse, ou alors d'un individu qui reste au loin, le mâle d'un territoire donné ne manifeste aucun comportement postural particulier. En revanche, dès qu'il perçoit le chant d'un congénère qui se tient au-delà des limites défendues mais qui semble vouloir s'en rapprocher, le mâle alterne les mises en évidence sur des perchoirs élevés et dégagés, et les plongées dans la végétation dense

Source : MNHN, Paris

et basse. Exposé, il se tient dans l'attitude S de la fig. 74, mais gonfle la poitrine et entrouvre l'éventail de ses rectrices tandis qu'il déploie largement ses taches blanches supralorales et qu'il accélére le rythme de son chant. Si le mâle voisin se rapproche davantage, le tenant du territoire se dirige vers lui par des vols sinueux. Il effectue ainsi de longues plongées, suivies de brusques remontées, en claquant des ailes et du bec. Il peut même basculer sur le côté quand son adversaire se déplace, lui aussi, de maniére á lui présenter, semble-t-il, le maximum de surfaces blanches : les taches des lores apparaissent, en cette occasíon, comme de véritables cataphotes. Quand il se pose, le mâle qui défend son terrain se tient dans des postures trés redressées et qui, selon le degré d'agressivité, passent de l'attitude d'intimidation (fig. 74 M, où les poignets sont écartés du corps et l'oiseau pivote latéralement) à celle de menace (fig. 74 H), puis á celle de combat (fig. 18 C, avec les rectrices á demi déployées). Dans cette derniére, l'oiseau débite trés rapidement son chant et alterne des positions tête abaissée et projetée vers l'avant, avec d'autres, tête relevée mais bec horizontal.

Il est trés rare que les oiseaux viennent á courte distance l'un de l'autre : les limites territoriales sont en général fort bien respectées. Nous n'avons vu qu'une seule fois un mâle passer chez le voisin au cours d'une démonstration territoriale. Le tenant des lieux le houspilla vivement, en adoptant la posture I de la fig. 74, et il le poursuivit en vol, tout en claquant vigoureusement du bec. Lorsqu'ils demeurent tout prés de la frontiére de leurs territoires respectifs, en général, les mâles s'observent mutuellement dans la posture S de la fig. 74, mais avec le plumage trés gonflé, les rectrices á demi étalées et animées de battements spasmodiques et en oblique. Dans ces circonstances, des activités de substitution apparaissent fréquemment. Le défenseur se livre souvent, en se déplaçant de profil par rapport à son adversaire, à de nerveux essuyages du bec sur le perchoir, voire même à des mordillements de celui-ci. L'autre, en revanche, effectue principalement des gestes de toilette comme le lissage des rectrices ou celui des plumes des côtés de la poitrine et des flancs, mouvements qui procèdent d'un détournement de la tête qui, chez cette espèce, marque en général l'apaisement.

Il est á remarquer que, si l'espéce vit, habituellement, dans les couches les plus basses de la végétation, les mâles montent dans des strates plus ouvertes (entre 4 et 8 m) lors des querelles territoriales.

Les femelles ne partícipent pas à ces démonstrations territoriales. Toutefois, quand les conflits sont particuliérement véhéments, elles se rapprochent de leurs conjoints. Elles circulent alors, en retrait, dans la végétation basse, en prenant, quand le mâle est particuliérement excité, l'attitude S de la fig. 74. Nous avons cependant obtenu une réaction plus vive en diffusant le chant d'un mâle étranger á une femelle qui couvait : posture F de la fig. 8, mais avec la tête davantage rentrée dans les épaules, le dos apparaissant plus voûté, accompagnée d'une vocalisation consistant semble-t-il, puisque nous n'avons pas pu l'enregistrer, en la répétition irréguliére de deux notes étirées.

À propos des diffusions d'enregistrements de chants à des mâles cantonnés, nous préciserons que les réponses d'un mâle donné sont plus rapides et plus intenses quand on diffuse son chant, ou celui d'un individu étranger au secteur plutôt que celui d'un de ses voisins immédiats, sauf si, dans ce dernier cas, la diffusion intervient sur la limite territoriale opposée, ou près du nid. Nous ajouterons que les réponses sont, d'une maniére générale, plus faibles durant la fin de la longue période pluvieuse et pendant la grande saison sèche que durant le reste de l'année. Pour ceci, nous avons pris soin d'éliminer les biais introduits par les bruits de fond sur l'enregístrement diffusé : oiseaux qui ne sont normalement pas dans le secteur, insectes qui ne stridulent pas à cette heure ou á cette saison...

Ces comportements de défense territoriale ont aussi été observés contre *Muscicapa cassini*, et ce de manière systématique, dés que cet oiseau était repéré dans le territoire ou á sa proximité immédiate, même s'il ne chassait pas. Il s'agit donc bien d'un comportement territorial interspécífique de la part de *F. cinerascens*, mais pas de celle de *M. cassini* qui est toujours agressé, jamais assaillant.

On peut concevoir que ce comportement soit apparu à la faveur de l'animosité que montre systématiquement *F. cinerascens* à l'égard des oiseaux qui chassent comme lui (ERARD, 1987) ; la grande probabilité qu'ont ces oiseaux de se rencontrer sur le même terrain aura conduit à stabiliser ce comportement chez *cinerascens* et

Source : MNHN, Paris

forcé *cassini* à se localiser différemment, dans les espaces libres du bord de l'eau (cf. ERARD, 1987).

Bien que leurs rencontres soient exceptionnelles (moins sur les îles que sur la terre ferme semble-t-il), nous considérons qu'il existe une exclusion mutuelle entre *Fraseria ocreata* et *F. cinerascens*. Quand elles entrent en contact, ces espèces montrent toutes deux les séquences comportementales de la défense territoriale, telles que nous les avons présentées plus haut à propos des conflits intraspécifiques.

En revanche, quand *F. cinerascens* repousse d'autres espèces comme *Terpsiphone batesi, Andropadus latirostris* ou celles citées *in* ERARD (1987), son comportement n'est pas déclenché par la simple présence de ces oiseaux : il faut qu'ils chassent selon un mode identique ou proche de celui de *cinerascens*. Il n'y a pas exclusion territoriale systématique.

VOCALISATIONS

La littérature ne nous renseigne en aucune façon sur les émissions sonores de cette espèce que MACKWORTH-PRAED & GRANT (1973) qualifient même de très silencieuse. Comme nous allons le voir, il n'en est rien, mais il faut admettre que, sans observation patiente et obstinée, et surtout sans l'emploi d'un magnétophone, l'ornithologue non averti n'a que peu de chances de détecter les sons particulièrement aigus qu'émet cet oiseau et que masque aisément, à une oreille humaine, l'ambiance acoustique du bord de l'eau, si riche en stridulations d'insectes.

Cris des jeunes

Nous présentons sur la fig. 91 les sonogrammes des vocalisations de jeunes oiseaux, encore sous la dépendance de leurs parents ou en cours d'émancipation.

En A sont illustrés les cris émis par des oisillons de 4 jours, à l'arrivée de l'adulte qui vient les nourrir au nid. Ce sont des notes vibrées, légèrement ascendantes, d'une durée de 90 à 105 ms. Leur fréquence portante varie de 7 300 à 7 950 Hz et apparaît modulée avec une fréquence de 78 Hz et une amplitude de 475 Hz. Elles sont émises à des cadences variables où les silences les plus fréquents sont toutefois de 350 à 400 ms.

À l'âge de 11 jours (fig. 91 B), ces cris montrent une fréquence portante uniforme, centrée sur 7 700 Hz, modulée avec une fréquence de 87 Hz et une amplitude de 475 Hz. Leur durée s'est accrue par rapport à celle des précédents, passant à 380-400 ms, et les silences entre les notes successives ne sont plus que de 300 ms.

À leur sortie du nid, les jeunes émettent des sifflements aigus, dont le débit s'accélère quand ils quémandent la nourriture. La fig. 91 C et D présente les tracés des cris des oisillons de 15-20 jours. La fréquence maximale varie entre 7 200 et 7 500 Hz, la minimale entre 6 800 et 7 000 Hz, et la durée oscille entre 310 et 375 ms.

La fig. 91 E illustre le type de cris émis par des jeunes oiseaux, âgés de 50 jours, qui vaquent ensemble à une quinzaine de mètres des adultes qui les nourrissent encore de temps en temps. Il s'agit de longues notes vibrées : durée de 170-210 ms, fréquence portante de 8 050-8 300 Hz, modulées avec une amplitude de 400 à 600 Hz et une fréquence de 170 Hz.

Cris des adultes

En plus des chants spontanés, les vocalisations qui permettent aux partenaires, lorsqu'ils circulent hors de vue l'un de l'autre, de maintenir le contact entre eux, consistent en de brefs duos en contre-chant, composés de notes aiguës et étirées, émis à des intervalles de temps très irréguliers. Nous n'en avons pas de bons enregistrements. En effet, si l'observateur, pour être dans de bonnes conditions de prise de son, veut s'approcher des oiseaux, il doit le faire rapidement car ceux-ci se déplacent beaucoup et ont, malheureusement, vite fait de le détecter et d'adopter des comportements d'inquiétude ou d'alarme. À des distances qui ne perturbent pas les oiseaux, les enregistrements apparaissent trop déformés par les échos et les écrans végétaux, sans parler des bruits de fond, pour autoriser des analyses acoustiques interprétables.

Le tracé F de la fig. 91 concerne un cri émis par un mâle qui vient nourrir des jeunes au nid. En fait, les deux partenaires du couple produisaient, en alternance, ce type de vocalisation qui, à l'oreille, évoque beaucoup les cris de contact mentionnés ci-dessus. Il s'agit d'une note étirée (455 ms) et vibrée, d'une fréquence portante comprise entre 7 et 8 KHz, modulée avec une amplitude de 500 Hz et une fréquence de 162 Hz.

Source : MNHN, Paris

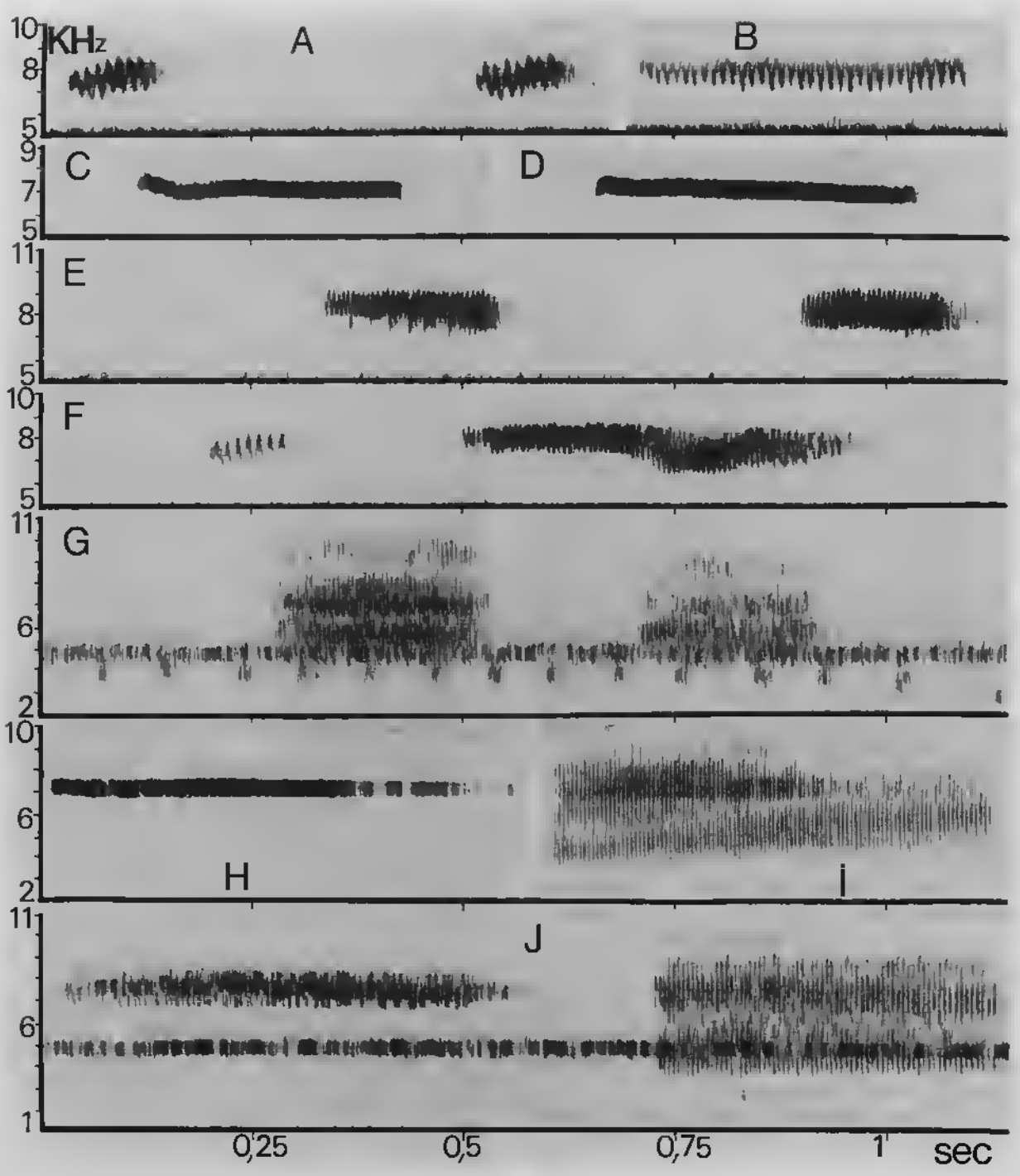


FIG. 91. — Cris de *Fraseria cinerascens*.

A : jeunes de 4 jours, à l'arrivée de l'adulte au nid ; B : jeune de 11 jours au nid ; C-D : jeunes hors du nid, âgés de 15-20 jours ; E : jeune âgé de 50 jours ; F : jeune de 4 jours et mâle venant nourrir ; G : inquiétude ; H-J : à l'égard d'un grand-duc empaillé placé près du nid (H et J gauche = mâle ; I et J droite = femelle).

Source : MNHN, Paris

Quand un oiseau détecte quelque chose d'insolite dans son environnement, l'inquiétude qu'il marque alors se traduit par des notes aigres et chuintées dont la structure rappelle fort celle décrite pour *F. ocreata*. Ces notes peuvent être simples ou binaires (fig. 91 G). Il s'agit d'unités sonores multi-impulsionnelles, d'une durée de 200 à 250 ms, dont l'énergie s'avère concentrée dans la bande de fréquence 4-10 KHz, avec un renforcement bien marqué entre 5 et 8 KHz.

Lorsque le danger est plus important, par exemple quand les oiseaux repèrent un observateur à découvert ou un rapace (expérience avec un Grand-duc de Fraser *Bubo poensis* empaillé) installé dans le secteur du nid qui contient des oisillons, ou dans la zone où se tiennent des jeunes ayant récemment pris leur envol, les cris du mâle et ceux de la femelle ne sont alors plus les mêmes.

Le mâle émet des notes aiguës et allongées qui paraissent vibrées quand il est à distance, mais qui sont des sifflements purs quand il se rapproche de la source de danger. Leur durée varie entre 450 et 560 ms, leur fréquence étant comprise entre 7 et 7,5 KHz (fig. 91 H et J gauche).

La femelle lance des cris râpeux (fig. 91 I et J droite) à structure multi-impulsionnelle et d'une durée de 410 à 570 ms (8 cris de deux femelles ont une longueur moyenne de 515,1 ms ; σ = 55,15 ; cv = 10,7 %). Les clics montrent une concentration des fréquences entre 3 et 12 KHz et présentent des zones formantiques entre 4 et 9 KHz. Leur cadence d'émission est, en moyenne, de 191,4 par seconde (N = 8 ; σ = 18,61 ; cv = 9,7 %). Ces cris rappellent fort ceux de la femelle *Bias musicus*.

Quand ils harcèlent un Grand-duc de Fraser naturalisé qui a été placé près du nid contenant des oisillons, les adultes des deux sexes émettent des cris rythmiques, composés de notes multi-impulsionnelles très brèves (12-40 ms), qui ressemblent alors à des claquements, suivies d'autres, également multi-impulsionnelles (cadence des clics : 175-180 par seconde), mais plus longues et qui peuvent être unitaires ou binaires, selon que le niveau d'excitation est plus élevé, mais qui montrent toujours une concentration descendante des fréquences entre 2 et 4 KHz. Les cris de harcèlement peu intense (fig. 92 A) ont une longueur de 450 ms et apparaissent intermédiaires entre les notes d'inquiétude et celles de harcèlement véritable (fig. 92 B) qui sont plus brèves (140-170 ms) et dont la concentration des fréquences des clics décroît de manière plus abrupte.

Chants

Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, les chants jouent un rôle majeur dans la proclamation et la défense territoriale. Ils sont également utilisés par le mâle pour maintenir le contact avec sa partenaire quand celle-ci est hors de son champ visuel.

Seul le mâle chante, du moins n'avons-nous jamais observé de femelle émettant des vocalisations que l'on puisse qualifier de chant : la réponse d'une couveuse à une « repasse », à laquelle nous avons fait allusion plus haut, s'est traduite par des cris.

Le chant s'entend à longueur d'année et, durant la période de reproduction, à n'importe quelle heure du jour, bien que, à toute saison, une réduction de la fréquence des séquences de chant soit sensible en fin de matinée et dans l'après-midi. Durant la période internuptiale, et notamment pendant la grande saison sèche, les chanteurs ne sont particulièrement actifs que le matin.

Les séquences de chant spontané (du mâle qui circule sur son territoire et proclame sa présence sans obtenir de phonoréponse rapprochée) se composent de phrases de 30 à 50 secondes, parfois davantage, séparées par des silences de 10 à 20 secondes, et émises pendant 2-3 minutes. Ces séquences sont regroupées en phases de chant qui durent de 5 à 15 minutes, parfois plus.

Le chant consiste en une succession de longs motifs émis à la cadence de 0,3 à 0,6 par seconde, selon qu'il s'agit d'un chant de proclamation ou de défense territoriale. L'énergie acoustique est diffusée pendant 30 % du temps d'émission (25 à 39,3 % pour 5 séquences analysées).

Les unités sonores ont une durée moyenne de 517,4 ms (N = 158 ; σ = 262,92) qui passe à 714,8 ms (N = 117 ; σ = 192,83) si on considère les motifs, non plus les notes séparées (fig. 93 B et fig. 94 B). Les silences entre les motifs montrent une moyenne de 1 690,3 ms (N = 71 ; σ = 638,58), ce qui donne des intervalles de 2 435,4 ms (N = 70 ; σ = 673,21) entre l'attaque d'un motif et celle du suivant. Les durées des notes et des motifs ne varient guère si l'on ne prend en considération que les notes ou les motifs fon-

Source : MNHN, Paris

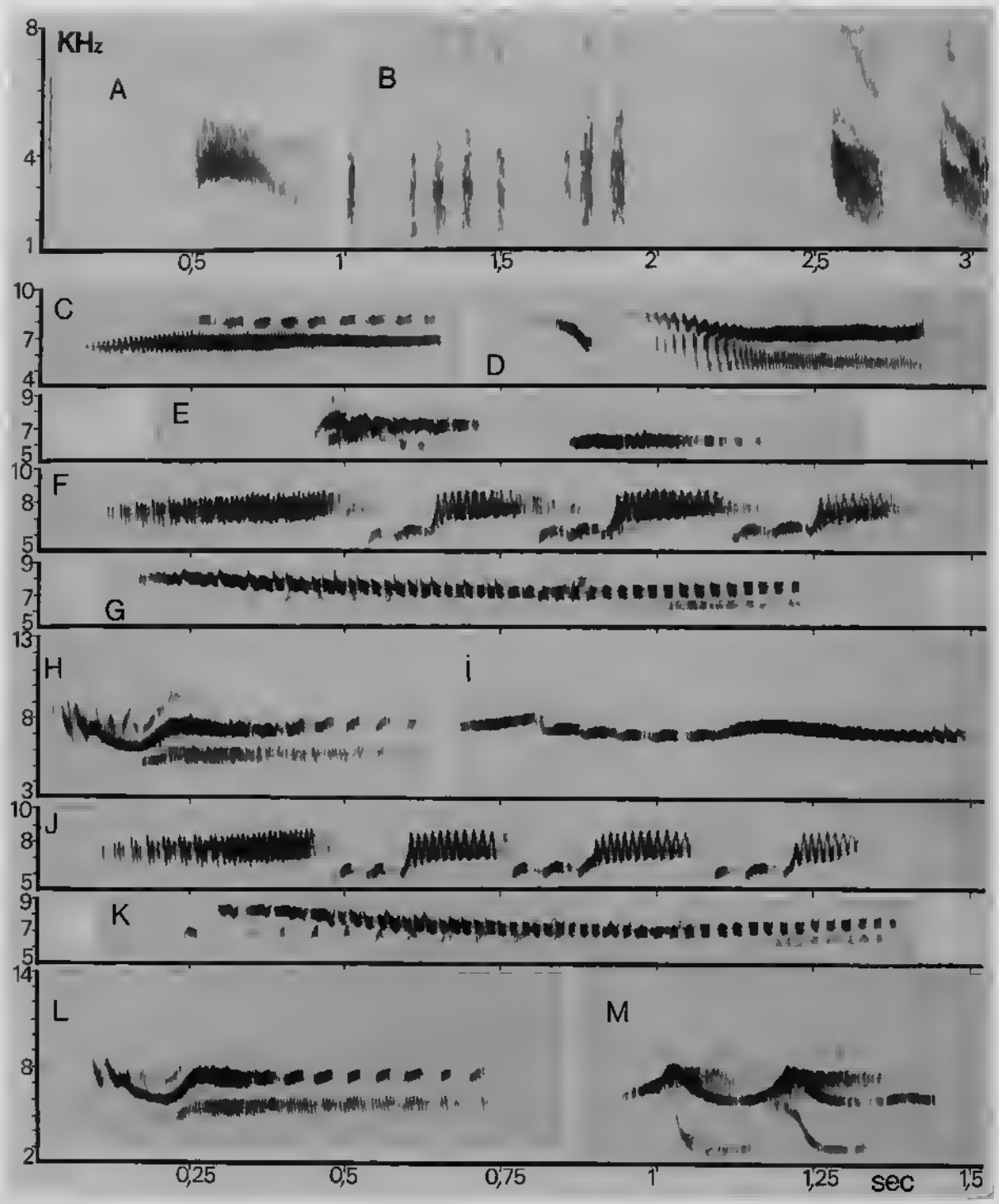


FIG. 92. — Vocalisations de *Fraseria cinerascens*.

A-B. — Cris de harcèlement : peu intense (A), intense (B). Analyses en 80-8 000 Hz.
C-M. — Motifs du chant. Les tracés C-E, F-L et M concernent trois individus différents. Analyses en 160-16 000 Hz.

Source : MNHN, Paris

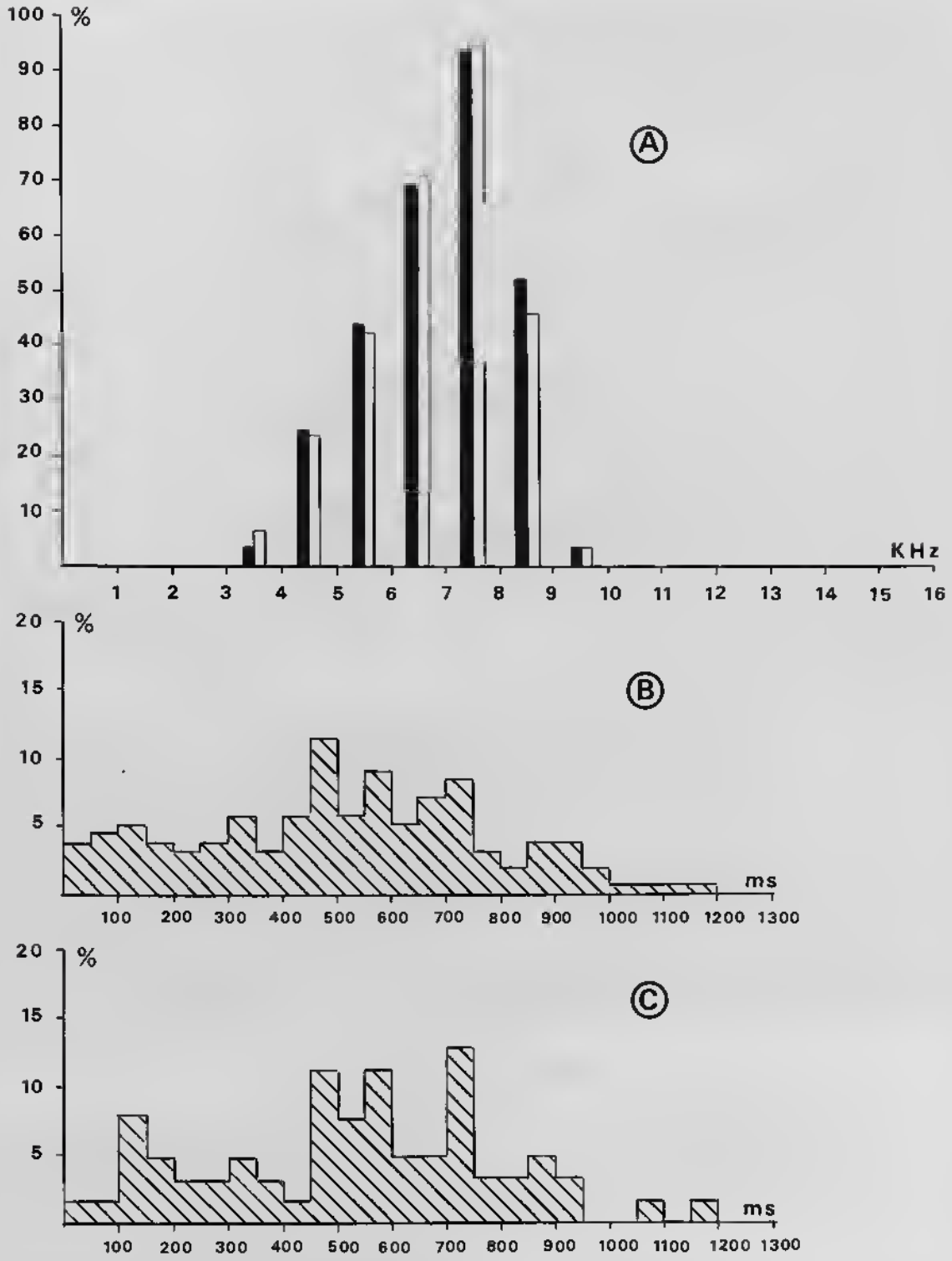


FIG. 93. — Paramètres du chant de *Fraseria cinerascens*.

A. — Gamme des fréquences utilisées (en noir : ensemble des notes ; en blanc : notes-types).
B. — Durée des notes (d'après l'ensemble des notes analysées).
C. — Durée des notes (en ne retenant que les notes-types).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15. — Caractéristiques temporelles des chants de deux mâles *Fraseria cinerascens*.

		Durée des motifs	Durée des intervalles entre les motifs	Durée des silences entre les motifs
MÂLE (A)	Proclamation	N = 27 x = 874,3 σ = 209,04 cv = 23,9 %	N = 26 x = 2487,3 σ = 293,70 cv = 11,8 %	N = 26 x = 1610,1 σ = 124,80 cv = 7,8 %
MÂLE (B)	Proclamation	N = 21 x = 727,4 σ = 201,74 cv = 27,7 %	N = 18 x = 3282,6 σ = 517,86 cv = 15,8 %	N = 19 x = 2603,3 σ = 399,91 cv = 15,4 %
	Défense	N = 27 x = 689,0 σ = 183,36 cv = 26,6 %	N = 26 x = 1797,1 σ = 197,27 cv = 11,0 %	N = 26 x = 1103,4 σ = 156,07 cv = 14,1 %
	Ensemble	N = 48 x = 705,5 σ = 216,60 cv = 26,7 %	N = 44 x = 2404,8 σ = 821,29 cv = 34,1 %	N = 45 x = 1736,7 σ = 795,12 cv = 45,8 %
Ensemble mâles (A + B)		N = 75 x = 766,7 σ = 211,96 cv = 27,6 %	N = 70 x = 2435,4 σ = 673,21 cv = 27,6 %	N = 71 x = 1690,3 σ = 638,58 cv = 37,8 %

Note : Sont donnés : N = effectif ; x = moyenne ; σ = écart-type ; cv = coefficient de variation. Les mesures sont en millisecondes.

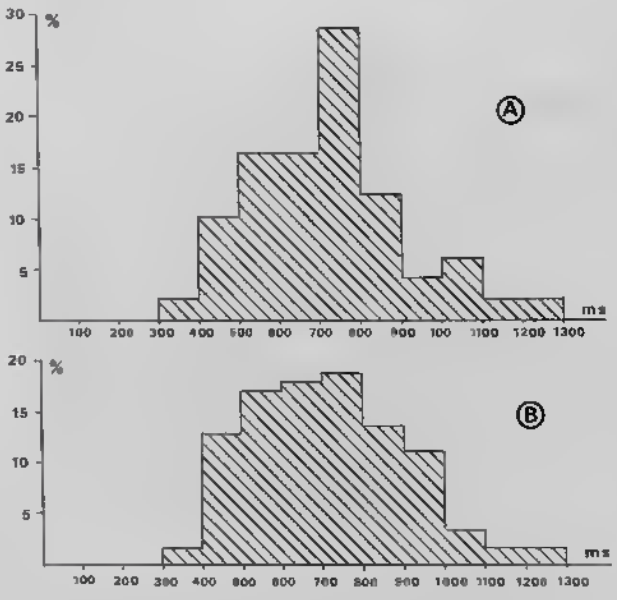


FIG. 94. — Durée des motifs dans le chant de *Fraseria cinerascens*.

A. — Uniquement à partir des motifs fondamentaux.
B. — À partir de tous les motifs analysés.

damentaux, c'est-à-dire ceux qui ne sont pas des répétitions. On obtient en effet une valeur moyenne de 532,9 ms (N = 63 ; σ = 261,88) pour les notes et de 719,9 ms (N = 49 ; σ = 190,27) pour les motifs (fig. 93 C et fig. 94 A).

Le chant repose sur une forte répétition des motifs. De 15 à 30 % de ces derniers sont originaux, selon que la fonction est celle de la proclamation ou de la défense territoriale active. Le tableau 15 montre que cette augmentation de la diversité des motifs, parallèlement à l'élévation du niveau d'agressivité, s'accompagne d'un accroissement de la cadence à laquelle ils sont émis (réduction des silences entre motifs successifs).

La fig. 93 A rend compte de la gamme des fréquences utilisées (analyse de 158 notes, dont 63 sont originales) qui s'avère relativement étroite (3 à 10 KHz), et où un pic apparaît de manière particulièrement nette entre 6 et 8 KHz, surtout entre 7 et 8 KHz. Ceci reste vrai que l'on considère l'ensemble des 158 notes analysées ou seulement, parmi elles, les 63 notes-types qui ne sont pas des répétitions.

Source : MNHN, Paris

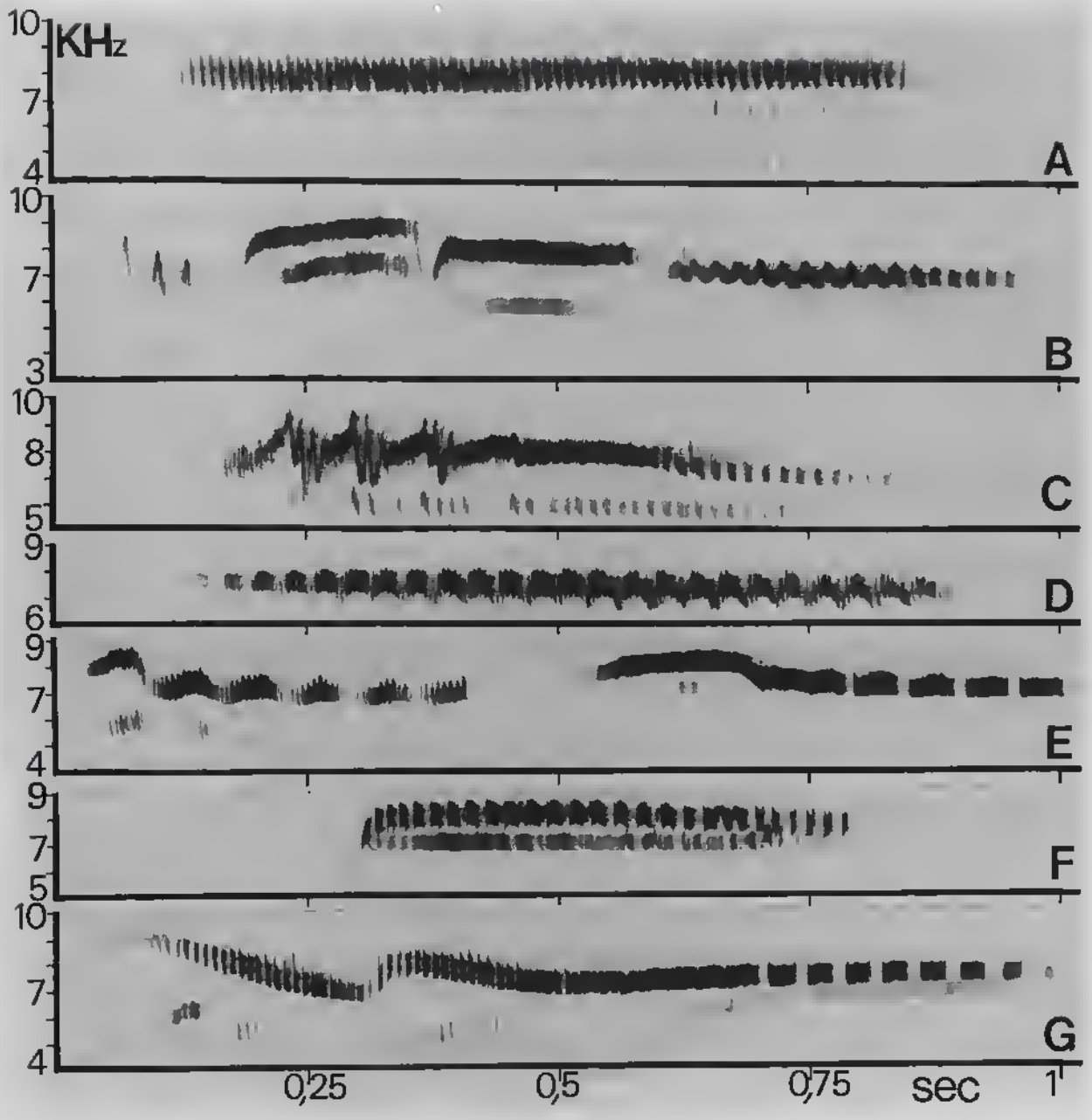


FIG. 95. — Chants de *Fraseria cinerascens*.
A-D et E-G concernent deux individus différents (A-D est le même que M sur la fig. 92).

Une particularité du chant de *Fraseria cinerascens* concerne l'utilisation copieuse et régulière de notes qui présentent une double tonalité (ERARD, 1988) : deux fréquences différentes émises simultanément et indépendamment l'une de l'autre et qui peuvent, de surcroît, se combiner en un différentiel et un additionnel (voir plus haut à propos de *Muscicapa striata*). Sur les 158 notes analysées, 113 (71,5 %) montrent cette caractéristique ; cette proportion de 2 sur 3 demeure si l'on ne prend en compte que les notes-types : 66,7 % (42 sur 63) possèdent la double tonalité. Nous ne décelons aucune différence non plus à la comparaison des chants territoriaux, de proclamation ou de défense.

Nous présentons sur la fig. 92 C-M et sur les

Source : MNHN, Paris

fig. 95 et 96, les sonogrammes des premiers motifs des chants de quatre mâles différents, dont les cantonnements se succèdent dans le même ordre le long du fleuve. Les tracés M (fig. 92) et A-D (fig. 95) concernent une défense territoriale, les autres des proclamations.

D'après le matériel disponible, les divers mâles ne semblent posséder ou, du moins, n'utiliser chacun qu'un nombre relativement faible de motifs, différents d'un mâle à l'autre, et assez constants d'une année sur l'autre. Ceci permettrait une individualisation acoustique de chacun, d'autant plus aisée que les motifs sont beaucoup répétés et qu'une certaine organisation (associations de motifs ou de groupes de motifs) transparaît dans les chants. Ainsi, une phrase de proclamation comportait les 27 motifs suivants : A-B-C-D-A-B-C-D-A-C-D-

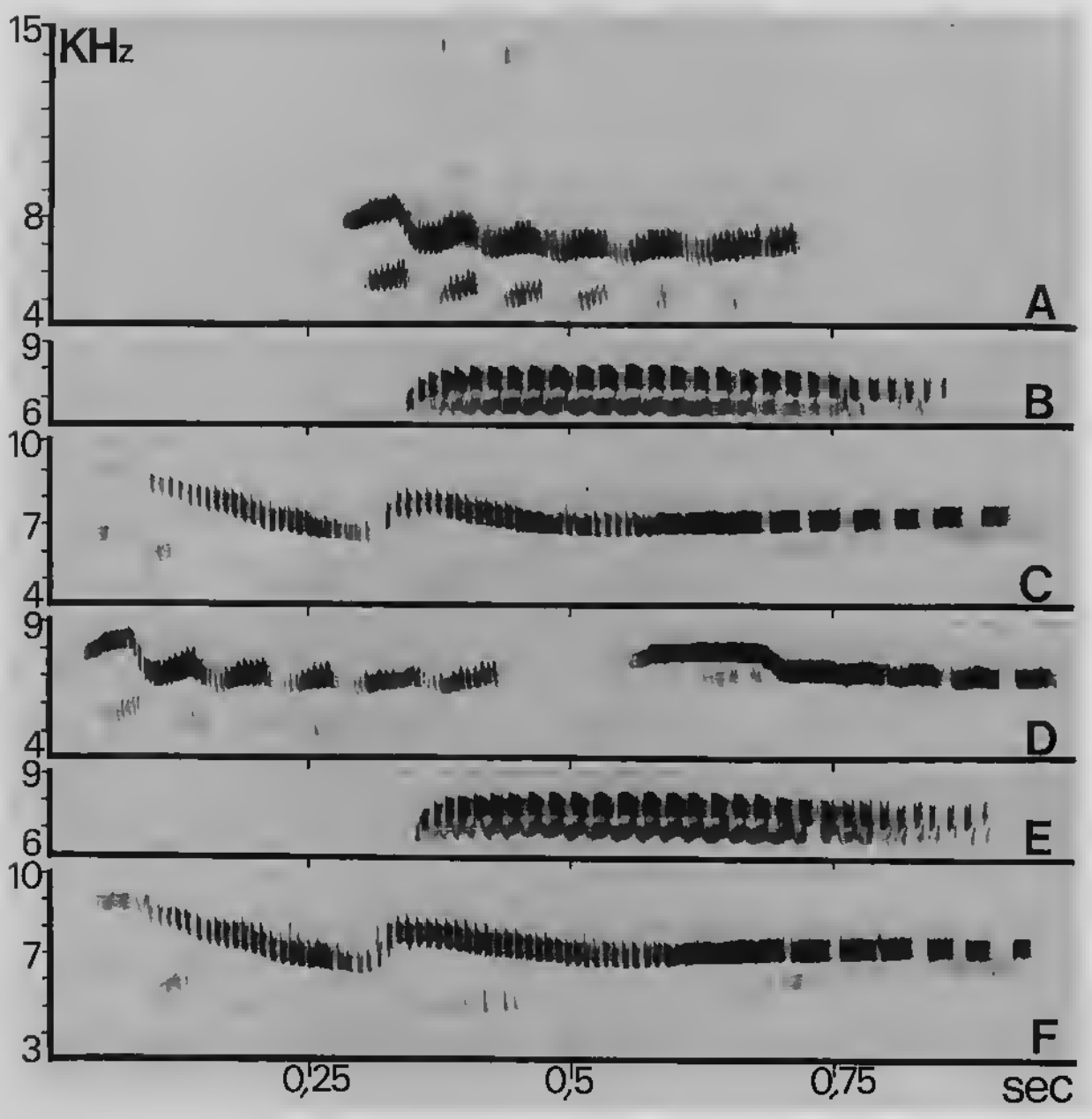


FIG. 96. — Chant de *Fraseria cinerascens*.
Un seul individu, le même que sur la fig. 95 E-G.

Source : MNHN, Paris

A-C-B-D-A-C-B-D-C-D-B-C-D-B-C-D (avec A-B-C-D = F-G-H-I de la fig. 92) et une autre, de défense territoriale : A-B-C-D-E-C-B-C-D-A-E-C-B-A-C-C-D-E-C-B-F-A-E-C-B-F-G (avec A = M de la fig. 92 ; B-C-D-E = A-B-C-D de la fig. 95).

Nidification

Au Zaïre, Chapin (1953) suggère une longue période de nidification, mais ne fonde son opinion que sur des observations de sujets en plumage juvénile, et sur un mâle collecté le 30 mai et qui aurait été en condition de reproduction. Dans l'ouest du Cameroun, Serle (1954 et 1981) mentionne deux cas de nidification en janvier et Germain *et al.* (1973) citent un nid contenant de jeunes oisillons un 3 mars. Au Nigéria, Elgood (1982) indique une femelle avec un œuf dans l'oviducte en février, deux pontes en avril, et un mâle en condition de reproduction en novembre. Au Libéria, Colston & Curry-Lindahl (1986) signalent une femelle ayant un ovaire développé en juillet, au mont Nimba. Enfin, Grimes (1987) fait état, au Ghana, d'une construction de nid en janvier, d'œufs en mai et de jeunes non émancipés un 15 mai.

Les 40 données de nidification recueillies par A. Brosset, A. Devez, J.-M. Lernould et nous-même (fig. 97) montrent clairement que la ponte se déroule, dans le nord-est du Gabon, de septembre à février. Un maximum apparaît trés marqué durant la petite saison séche qui correspond á une période où les eaux sont basses et dégagent de nombreux sites de nidification sur les berges. On remarquera toutefois que, comme pour *Muscicapa cassini*, aucun nid n'a été trouvé pendant l'étiage de la grande saison séche. Néanmoins, on peut noter que le début de la reproduction en septembre coïncide certes avec la reprise des pluies, mais aussi avec des niveaux d'eau identiques á ceux de la petite saison sèche. Ceci s'accorde avec le fait que les sites de nidification recherchés par l'espéce sont, à de rares exceptions prés, en zone inondée ou inondable, ou, du moins, sur un sol quasi nu et particulièrement fangeux.

Nous n'avons jamais assisté de manière certaine à des comportements de formation de couple. Néanmoins, nous rapporterons l'observation, le 24 février 1977, d'un mâle qui, á l'approche d'une femelle, adopta une posture horizontale, avec les ailes tombantes qui vibraient par accoups, la tête engoncée dans les épaules, les tarses fléchis, les rectrices spasmodiquement relevées à 45°, les plumes de la calotte hérissées, les taches lorales exposées et la poitrine bombée, mettant en évidence ses dessins écailleux. Ce faisant, l'oiseau chantait. Quand la femelle prenait une posture de repos, mais avec les plumes du corps gonflées et la tête détournée latéralement, le mâle s'écartait alors en regardant dans la direction opposée, conservant son attitude, tout en agitant ses ailes et en faisant vibrer ses rectrices. Les oiseaux se rapprochèrent et s'écartérent de la sorte á plusieurs reprises, la femelle ramassant plusieurs fois, dos tourné á son partenaire, de la mousse et de fines racines d'épiphytes qu'elle tenait dans son bec, mais laissait vite tomber. Ils effectuérent ainsi, pendant une dizaine de minutes, ces parades au cours desquelles ils vinrent jusqu'à 30 cm l'un de l'autre, mais chacun regardant dans la direction opposée. Finalement, ils reprirent leur chasse en restant séparés d'une douzaine de métres. Nous suspectons une formation de couple car la femelle avait été baguée adulte le 15 février 1971, soit six ans auparavant, sur une île á 1 km de lá. C'était la première fois que nous la localisions á cet endroit, et le mâle concerné, malheureusement non bagué, nous avait jusqu'alors paru célibataire, et cela dés notre arrivée en décembre.

La fig. 97 précise la situation dans laquelle sont placés les nids de cette espéce. On remarquera que 72 % d'entre eux sont construits au-dessus de la terre ferme ou inondable, les 28 % restants l'étant au-dessus de la riviére en eau permanente ou quasi telle (fig. 97 C). Ceci contraste fort avec ce que nous avons établi plus haut sur la nidification de *Muscicapa cassini* (fig. 17 D). La différence apparaît encore mieux marquée si l'on se référe aux distances á la rive (fig. 97 D á opposer á la fig. 17 E) : les 9 nids au-dessus de l'eau sont, en moyenne, situés à 7,0 m de la berge (σ = 4,87), valeur exactement moitié moindre de celle calculée pour *M. cassini*. Les emplacements de nidification de *F. cinerascens* s'avèrent pratiquement toujours dominés par des nappes de feuillages, alors que ceux de *M. cassini* occupent, le plus souvent, des zones exposées, trés ouvertes, en dehors de la couverture arborée.

Les nids que nous avons découverts avaient été édifiés entre 0,4 et 3 m (fig. 97 B), á une

Source : MNHN, Paris

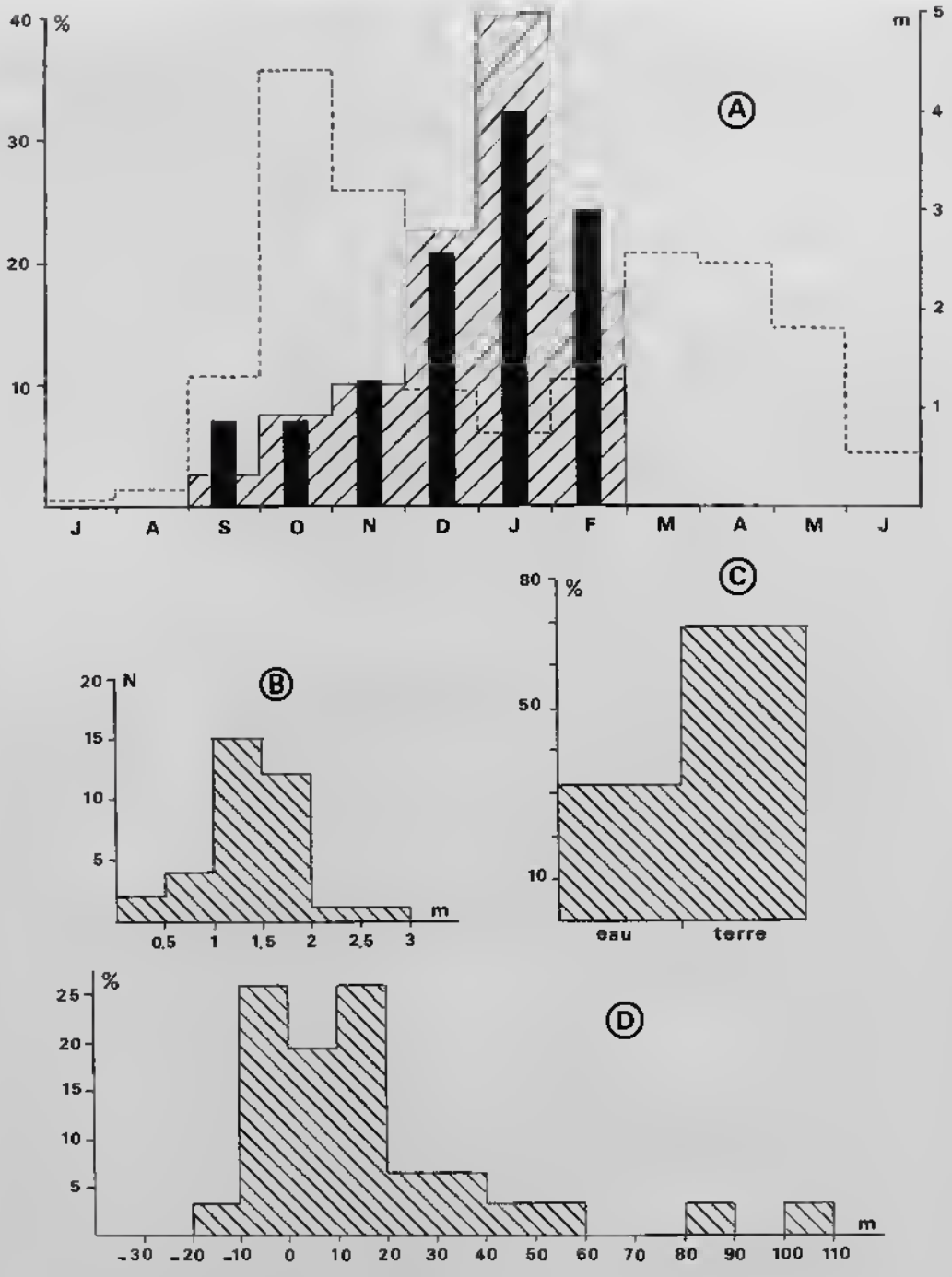


FIG. 97. — Reproduction de *Fraseria cinerascens*.

A. — Répartition mensuelle des dates de nidification.
Histogramme en trait continu : en % de l'ensemble des 40 données recueillies sur l'espèce dans le Nord-Est du Gabon.
Histogramme en bâtonnets : en % des 32 données recueillies par l'auteur durant la période d'étude et après pondération par le temps passé sur le terrain.
Histogramme en pointillés : évolution du niveau d'eau (en m, ordonnées de droite).
B. — Distribution des hauteurs auxquelles sont placés les nids (N = 35).
C. — Répartition des nids au-dessus de l'eau et de la terre ferme (N = 38).
D. — Distance des nids par rapport à la rive : les valeurs négatives s'appliquent à l'eau, les positives à la terre ferme (N = 29).

Source : MNHN, Paris

FIG. 98. — Nid de *Fraseria cinerascens* : femelle nourrissant deux jeunes dans une cavité éventrée d'un tronc pourrissant sur pied. Photo A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.

Source : MNHN, Paris

hauteur moyenne de 1,5 m (N = 35 ; σ = 0,52), 94 % étaient en-dessous de 2 m et 77 % entre 1 et 2 m. Pour les 14 d'entre eux dont le support mesurait moins de 3 m de haut, nous observons la même relation entre la hauteur à laquelle est placé le nid et celle du support que pour *Muscicapa cassini* (nids situés dans le tiers apical ou, du moins, la moitié supérieure du support, cf. *supra*) ; sur des supports plus élevés, les nids sont essentiellement construits à des hauteurs comprises entre 1 et 2 m.

Un nid dans une paroi argileuse de la rive est décrit par GERMAIN *et al.* (1973) mais, ainsi que le suggéraient déjà les descriptions d'un nid par SERLE (1954) et de quatre autres par BROSSET (1971), le site de nidification le plus fréquent est une anfractuosité, une large niche, ou une cavité trés ouverte ou éventrée, et ceci dans une souche, ou dans un chicot du tronc d'un arbre pourrissant sur pied (fig. 98), ou dans un moignon redressé, plus ou moins haut, d'une grosse branche morte, émergeant de l'eau le long de la rive, ou pointant dans le sous-bois forestier en terre inondable. Ainsi, 18 nids (47,4 %) sur les 38 observés occupaient-ils une telle situation, 8 d'entre eux étant au-dessus de la rivière. Un autre site apprécié est constitué par les larges excavations naturelles, les évidements de nodosités, les grosses crevasses, échancrures ou concavités, de troncs d'arbres vivants ; 8 nids y ont été découverts (fig. 99). Nous mentionnerons aussi 3 nids établis dans les creux subsistant dans d'anciennes cassures du tronc d'arbustes du sous-bois, 2 dans des évidements de grosses tiges de lianes torsadées et 2 autres dans des éventrations de morceaux de branches cassées, tombés mais pendant verticalement sous les rideaux de lianes où ils sont restés accrochés. Nous avons également trouvé un nid dans une loge très ouverte, de la tige fracturée d'une branche

FIG. 99. — Site de nidification de *Fraseria cinerascens*.
Le nid est placé au premier plan á droite, dans la partie supérieure du tronc de l'arbre, dans la large nodosité évidée. Photo A. R. DEVEZ, ECOTROP, CNRS.

Source : MNHN, Paris

maîtresse d'un arbre de la berge, incomplètement cassée et trempant dans la rivière. Quatre autres nids avaient été édifiés, l'un dans la cassure récente mais partielle d'une division du tronc d'un arbuste du sous-bois, un autre dans une petite touffe d'épiphyte isolée contre le fût d'un arbre en zone inondée, le troisième dans une termitière de *Nasutitermes* éventrée, le quatrième dans le dense système racinaire d'un arbre ayant les pieds dans l'eau : nid enchâssé dans une chevelure de radicelles.

Les mêmes emplacements de reproduction qui, soulignons-le, sont tous semi-cavitaires, peuvent être, à l'occasion, réutilisés pour une seconde ponte ou réoccupés lors du cycle annuel suivant, voire même pendant plusieurs cycles successifs, notamment en ce qui concerne les sites de nidification le long de la rive.

Les descriptions que nous avons faites du nid s'accordent avec celles publiées par SERLE (1954), BROSSET (1971) et GERMAIN *et al.* (1973). Avec un diamètre extérieur de 9-10 cm pour une hauteur totale pouvant atteindre 9 cm, et une coupe de 5-7 cm de diamètre pour une profondeur de 3-4 cm, la taille du nid varie fort d'un couple à l'autre, et aussi selon le volume de la cavité ou il est placé. Le nid classique correspond à une construction lâche, reposant sur une assise, plus ou moins importante, de brindilles décomposées, de feuilles mortes, de mousses, de lichens, de radicelles d'épiphytes, de fibres végétales, tout cela amené sans soin. Plus façonnée apparaît la coupe, caractérisée par son enveloppe de squelettes de limbes de feuilles sèches, tapisserie de structure si fine que l'on croirait de la gaze. L'intérieur est garni d'un léger capitonnage qui, souvent, inclut plusieurs composantes : nervures de feuilles mortes, ou mousse, ou fines radicelles, ou *Marasmius*.

D'après nos observations de quatre couples différents, la construction du nid incombe entièrement à la femelle ; le mâle l'accompagne en chantant et surveille activement les environs : tant que son partenaire alarme, elle ne va pas sur le site de nidification ou, si elle y était déjà, elle s'immobilise. L'élaboration du nid dure de 6 à 8 jours, la ponte intervient 3 à 5 jours après qu'il soit terminé.

L'accouplement est généralement bref ; la femelle sollicite son partenaire en adoptant une posture accroupie, avec les ailes tombantes et rapidement agitées. Ce comportement apparaît très semblable à celui de *Fraseria ocreata*, à la différence que des offrandes alimentaires du mâle à la femelle ont été observées dans ces circonstances chez *cinerascens*. Il ne semble cependant pas que le nourrissage précopulatoire soit un rituel propre à cette occasion car, dès le début de la construction du nid, le mâle fournit des proies à sa partenaire (mais, en raison des difficultés d'observation, nous n'avons pas été en mesure de quantifier le fait).

Sur 29 pontes complètes (incluant les données de BROSSET, 1971), 24 (86,2 %) comprenaient deux œufs et 4 (13,8 %) un seul. SERLE (1954) et ELGOOD (1982), le premier au Cameroun, le second au Nigéria, indiquent eux aussi des pontes de deux œufs.

Comme l'indique BROSSET (1971), la teinte et le pattern des œufs sont assez variables. La couleur de fond peut être blanchâtre ou crême, avec une nuance verte plus ou moins marquée, certains œufs paraissant même kaki. Le fond est plus ou moins complètement obscurci par un lavis de taches et de ponctuations brun rougeâtre, brun rouille, brun chocolat ou brun violacé, les macules étant habituellement plus foncées et coalescentes au gros pôle où elles dessinent une calotte.

Les œufs mesurent 22-24 × 14,5-15 mm et sont pondus à 24 heures d'intervalle.

L'incubation commence dès que la ponte est complète et n'est assurée que par la femelle, durant 14 jours (2 données d'éclosion le 14^{e} jour suivant la ponte du deuxième œuf). Les oiseaux s'avèrent particulièrement farouches à cette période du cycle reproducteur, aussi l'installation de caches d'observation nécessite-t-elle de grandes précautions pour éviter les risques d'abandon du nid ou même tout simplement, pour que les comportements des oiseaux ne soient pas perturbés. Nous n'avons retenu que 387 mn d'observation à 3 nids différents. Il y apparaît que la femelle couve pendant 56,6 % du temps. Les phases d'incubation durent de 1 à 33 mn ($N = 13$; $\bar{x} = 15,5$ mn ; $\sigma = 11,32$) et celles d'absence du nid de 1 à 27 mn ($N = 14$; $\bar{x} = 11,8$ mn ; $\sigma = 7,41$).

Quand elle couve, la femelle se tient très enfoncée dans le nid et réduit considérablement la surface blanche des taches supralorales. Le mâle reste en permanence dans les environs et assure la surveillance. Il chante souvent, venant à quelques mètres du site. Quand une source de danger se manifeste, il alarme ou, par exemple

Source : MNHN, Paris

dans le cas d'humains se rapprochant, il vole rapidement en direction du nid et, arrivé à sa hauteur, bascule brusquement sur le côté, ce qui a pour effet de présenter le dessous du corps blanc à la femelle qui quitte alors précipitamment les lieux.

Lors des phases d'arrêt de l'incubation, la femelle peut chasser seule dans les alentours immédiats mais, le plus souvent, elle va rejoindre le mâle et, ensemble, ils partent à quelque distance de là, surtout le long de la rive.

Nous n'avons pas pu déterminer si le mâle contribuait ou non de manière importante à l'alimentation de sa conjointe. Nous avons assisté, lors d'affûts, à des nourrissages de la couveuse par le mâle, sur le nid ou près de celui-ci, mais de manière très occasionnelle et avec de petites proies, et ceci en fin d'incubation.

Il est à mentionner ici que le fait de placer un Grand-duc de Fraser *Bubo poensis*, empaillé, près d'un nid contenant des œufs, ne provoque d'autre réaction de la part des adultes que celle de se dissimuler dans la végétation et de circuler autour du site, sans jamais s'en rapprocher à moins de 10 m. Les oiseaux évoluent ainsi silencieusement et ne viennent ni essayer de couver, ni harceler le leurre, tant que celui-ci est

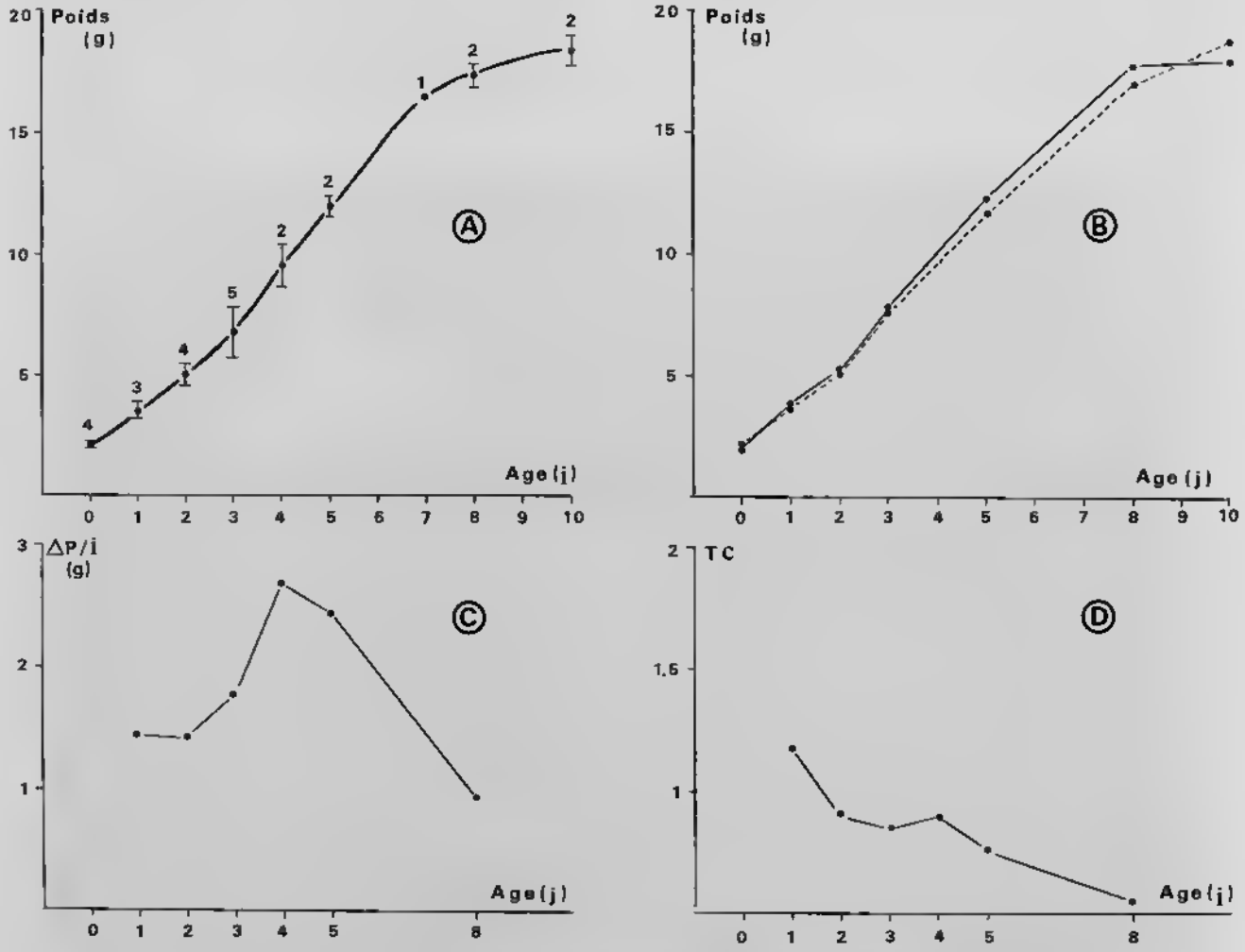


FIG. 100. — Croissance pondérale des jeunes *Fraseria cinerascens* durant leur séjour au nid.

A. — Courbe d'évolution du poids en fonction de l'âge, établie à partir des valeurs moyennes obtenues en pesant des oisillons d'âge connu. Sont figurés l'écart-type et le nombre d'individus.

B. — Évolution pondérale des deux oisillons d'une même nichée.

C. — Variation du gain de poids moyen journalier.

D. — Évolution du taux journalier moyen de croissance pondérale.

Source : MNHN, Paris

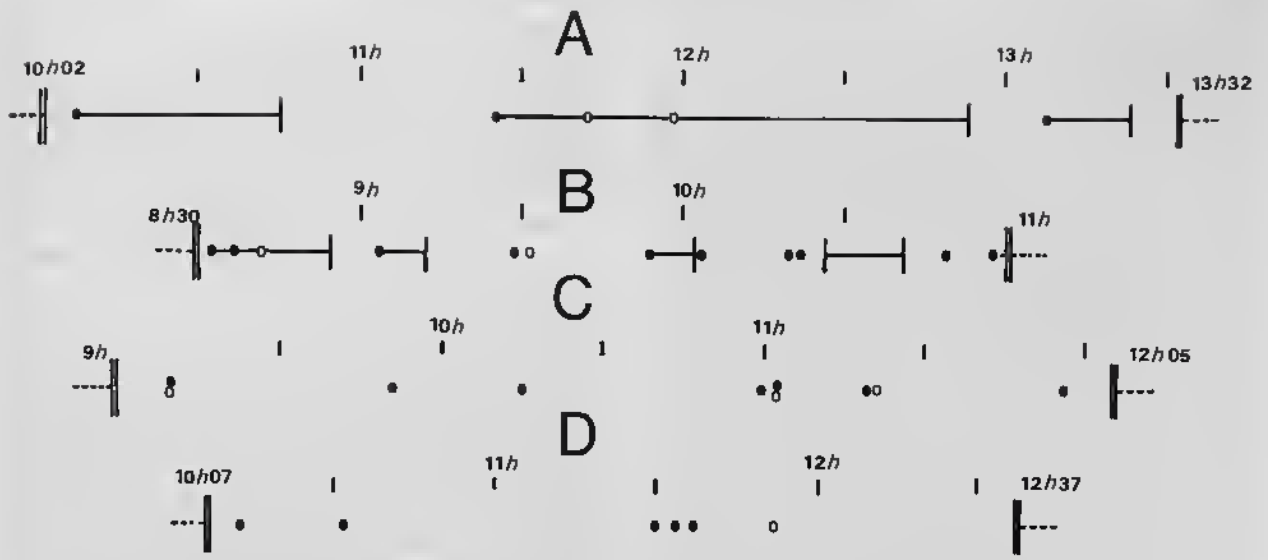


FIG. 101. — Cadences de nourrissage des jeunes au nid chez *Fraseria cinerascens*.

A. — Nid contenant 1 jeune de 3 jours.

B, C et D. — Observations à un même nid contenant 2 jeunes (âgés de 4, 9 et 11 jours).

Les cercles représentent les apports de proie par le mâle (cercles évidés) et par la femelle (cercles pleins). Le début et la fin de la période d'observation sont indiqués par une double barre verticale, précédée ou suivie de pointillés, et les horaires sont précisés. Les traits horizontaux rendent compte des périodes durant lesquelles la femelle couvre la nichée.

en place. Tout se passe comme si la ponte n'était pas défendue contre un prédateur ailé éventuel.

À la naissance, les oisillons ont la peau brun foncé et de longs duvets brun fuligineux épars sur le corps. En vieillissant, ce duvet prend une nuance rosâtre qui l'harmonise alors très bien avec le revêtement interne de la coupe du nid et assure un bon camouflage de la nichée.

Les jeunes restent au nid 11 ou 12 jours (respectivement deux et une donnée). La fig. 100 montre les caractéristiques de leur croissance pondérale durant ce séjour.

Nous avons indiqué ailleurs (ERARD, 1987), à propos du régime alimentaire, que les proies apportées aux jeunes au nid sembleraient augmenter de taille avec l'avancement en âge de la nichée, mais le fait n'est pas statistiquement significatif, sans doute en raison des petits échantillons utilisés. Les données recueillies sur les apports de nourriture aux nichées, dont des exemples apparaissent sur la fig. 101, vont dans le même sens et soulignent un ralentissement des cadences de nourrissage. On remarque en effet que les intervalles moyens entre béquées successives, à des nids contenant 2 *pulli*, passent de 16,8 mn (N = 25 ; σ = 11,34) quand ces derniers sont âgés de 2-4 jours, à 22,1 mn (N = 12 ; σ = 18,90) quand ils le sont de 9-11 jours. Cette différence est encore mieux marquée si, pour les jeunes de 2-4 jours, on ne considère que ceux du nid ayant fourni les données à 9-11 jours : on obtient alors une moyenne de 13,3 mn (N = 11 ; σ = 9,90). Cette différence, là encore en raison des trop petits échantillons, n'est pas statistiquement significative (test U de Mann-Whitney). Si nous considérons les béquées reçues par des jeunes ayant été individualisés, nous observons des intervalles entre nourrissages successifs de 42,0 mn (N = 10 ; σ = 25,42) pour les oisillons de 9-11 j. contre 31,9 mn (N = 27 ; σ = 16,69) pour l'ensemble de ceux de 2-4 j. ou de 27,9 mn (N = 10 ; σ = 10,07) pour ceux du même nid que ceux de 9-11 j. Toutefois, là non plus la différence n'est pas statistiquement significative : il eût fallu un nombre beaucoup plus grand de données. Les nourrissages, quel que soit l'âge des oisillons, sont effectués par périodes durant lesquelles leurs intervalles sont longs (les adultes s'alimentent) qui alternent avec des séquences où leurs intervalles sont bien plus brefs (toute ou la majeure partie de la nourriture collectée est délivrée aux jeunes). Il en découle des répartitions de fréquence polymodales qui, compte tenu de l'importance des variances, nécessitent de

Source : MNHN, Paris

grands échantillons pour tester correctement les différences observées.

Les observations effectuées en surveillant les nids indiquent que la femelle jouerait, dans le nourrissage de la nichée, un rôle beaucoup plus important que le mâle qui n'apporterait, lui, que 22,5 % des proies (9 sur 40). Or, la majorité de ces béquées fournies par le mâle transitent par la femelle à qui son partenaire donne la proie, et qui la restitue aux jeunes. Ceci est apparemment la règle quand les jeunes ont de 2 à 4 jours. Quand ils sont plus vieux, le mâle peut les nourrir directement ou donner la proie à sa partenaire. Le plus souvent, il vient sur le bord du nid en même temps que la femelle, mais il n'alimente les jeunes qu'après que celle-ci ait délivré la béquée qu'elle a apportée. Il est donc, pour le moins, fort probable que la participation du mâle au nourrissage des jeunes soit en réalité bien supérieure à celle dont rendent compte les observations centrées uniquement sur les activités au nid : une partie des proies apportées par la femelle lui ont vraisemblablement été données par le mâle sur les lieux de chasse ou juste avant l'arrivée au nid.

Il incombe aussi au mâle d'assurer la surveillance des alentours. Il évince ainsi systématiquement dans des vols agressifs, accompagnés de claquements de bec, tout oiseau qui vient près du nid, même d'inoffensifs souimangas comme *Nectarinia olivacea*. Contrairement à ce qui se passe pendant l'incubation, on observe une défense active du nid durant la période d'élevage des jeunes. Ainsi, la mise en place d'un Grand-duc de Fraser *Bubo poensis*, naturalisé, près d'un nid contenant des oisillons provoque invariablement des réactions de harcèlement. La femelle crie et reste en retrait, dissimulée dans les feuillages entre 0,5 et 1,5 m de hauteur. En revanche, le mâle, très démonstratif et fort mobile, évolue bien à découvert. Il tourne entre 3 et 5 m autour du Grand-duc tout en émettant les vocalisations décrites plus haut et en prenant des postures semblables à celles de la fig. 74 Q où les ailes, maintenues pendantes, sont rapidement agitées dans le plan latéral et les rectrices nerveusement relevées, presque à la verticale, en même temps qu'elles sont entrouvertes et refermées brutalement. Plus excité, l'oiseau bascule vers l'avant, levant haut tout l'arrière-train, tout en battant vigoureusement des ailes. Il alterne ces attitudes avec d'autres, très agressives, où le corps est maintenu redressé (cf. fig. 74 H). Avant d'attaquer le leurre, l'oiseau effectue des flexions des tarses au cours desquelles il apparaît très étiré en hauteur, avec le plumage plaqué, puis en position basse, avec le plumage gonflé. L'attaque l'amène à voler tout contre le leurre en claquant nerveusement des ailes et des mandibules, tout en lui donnant des coups de pattes et de bec.

À leur sortie du nid, les jeunes demeurent groupés sur un petit secteur, les deux adultes venant les nourrir. Au bout de 3-4 jours, ils circulent le long de la rive, sous la conduite des parents qui s'occupent alors chacun d'un oisillon. Les adultes alarment dès qu'un danger potentiel se présente. Les réactions à un Grand-duc empaillé, placé dans la zone où se trouvent les jeunes, se traduisent par des alarmes au cours desquelles les oiseaux restent à distance, n'attaquant pas le hibou comme ils le font durant la période d'élevage au nid.

Les jeunes dépendent longtemps de leurs parents. Nous avons régulièrement observé des individus ayant pris leur envol depuis 33 à 36 jours qui étaient encore nourris, par intermittence certes mais pas épisodiquement, par les adultes bien que capables de s'alimenter par eux-mêmes. Nous avons observé le 14 février 1975 deux jeunes nés en fin novembre-début décembre 1974 qui recevaient encore de temps en temps des béquées de la part du mâle d'un couple nicheur ; ces oiseaux devaient être âgés, d'après leur plumage, d'au moins 70 jours. Nous avons aussi noté, début mars 1974, deux jeunes émancipés, nés entre septembre et novembre de l'année précédente, qui circulaient ensemble sur le territoire d'un couple qui les tolérait mais dont le mâle les houspillait tout de même lorsqu'ils venaient à 2-3 m de lui. Malheureusement, ces oiseaux n'étaient pas bagués, aussi ne pouvons-nous affirmer qu'il s'agissait bien, comme nous le suspectons, de jeunes restés sur les lieux de leur naissance, plutôt que d'individus errants que leur plumage, encore en grande partie juvénile, protégeait des agressions intraspécifiques habituelles.

Mue

Les oiseaux de l'année, nés entre septembre et novembre, débutent leur mue dès février, soit un peu plus tôt que ceux nés en janvier-février et qui changent leur plumage en même temps que la

Source : MNHN, Paris

majorité des adultes, à partir de la mi-mars. Les jeunes de l'année ne remplacent que les plumes de contour ; ils gardent leurs rémiges et rectrices. Les oiseaux d'un an effectuent, comme les adultes, une mue complète annuelle entre la mi-février et le début mai. Les rectrices et les rémiges primaires sont renouvelées selon un mode centrifuge, mais centripète pour les rémiges secondaires.

Production et mortalité

Sur 30 nids suivis et dont le contenu a été soigneusement vérifié, 13 (43,3 %) ont survécu jusqu'à l'éclosion et 10 ont donné des jeunes à l'envol : 7 (23,3 % des 30 nids) en ont donné deux et 3 (10 %) un seul. Sur les 54 œufs pondus, 21 (38,9 %) ont éclos et seulement 17 jeunes ont pris leur envol (31,5 % des œufs pondus et 81 % des œufs éclos).

Nous ignorons, malheureusement, quelle est la production moyenne par couple et par an. Nous ne pouvons que préciser qu'apparemment peu de couples effectuent des pontes de remplacement quand le nid a été détruit, même si la prédation est intervenue au stade des œufs. Nous n'avons observé le fait qu'une seule fois pour un couple dont les deux œufs ont été pillés après 6 jours d'incubation et qui, 5 jours plus tard, construisit un autre nid où le premier œuf fut pondu 12 jours après la disparition des précédents. Il semblerait qu'au moins certains couples nichent plusieurs fois dans le cycle annuel. Ainsi nous avons noté un couple qui produisit deux jeunes, en novembre 1974, et qui mena à bien une autre nichée de deux, en février 1975 ; les individus issus du premier nid étaient toujours avec eux, mais ne furent pas vus aider leurs parents ; au contraire, ils se faisaient nourrir de temps à autre par le mâle. Un autre couple éleva un jeune en décembre 1976 et, dans le même nid réaménagé, pondit en février un œuf qui fut pillé, soit un mois après l'envol du jeune. Brosset (1971) signale lui aussi la construction d'un nid, trois semaines après le départ de la première nichée.

N'ayant pas été en mesure de suivre à long terme tous les oiseaux bagués, nous ne pouvons rien ajouter, pour les longévités ou taux de mortalité, aux données du baguage citées plus haut à propos de l'unité sociale et de la formation des couples.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

CARACTÉRISATION SOCIO-ÉCOLOGIQUE DU PEUPLEMENT DE MUSCICAPIDAE DU NORD-EST DU GABON

Dans le présent chapitre, nous nous proposons de synthétiser les informations qui ont été présentées ci-dessus espèce par espèce, en utilisant celles que nous avons déjà publiées (ERARD, 1987). Nous les discuterons en insistant sur les particularités du peuplement de Muscicapinae, et sur les adaptations à la vie en forêt tropicale humide que ces espèces montrent d'une part dans leurs systèmes sociaux et, d'autre part, dans les modalités de leur communication et de leur reproduction.

Cette vue d'ensemble sera présentée de manière comparative selon plusieurs niveaux. Le premier, de nature systématique, comparera les espèces à l'intérieur d'un même genre et entre les différents genres auxquels elles appartiennent. Le second, écologique, opposera les espèces de la forêt naturelle (forêt primaire) à celles des formations secondaires. Enfin, les espèces seront confrontées en fonction de leur système social. Ces trois approches sont complémentaires et, ensemble, autoriseront une meilleure définition, à défaut de compréhension, des caractéristiques éco-sociologiques des Muscicapinae du Nord-Est du Gabon.

PATTERNS SOCIO-ÉCOLOGIQUES ÉMERGEANT DES COMPARAISONS D'ORDRE SYSTÉMATIQUE

COMPARAISONS INTERGÉNÉRIQUES

Remarques taxinomiques

Par leurs comportements de chasse, leur morphologie externe et leurs caractères biométriques (cf. ERARD, 1987), ainsi que par leur comportement postural, leurs modalités d'exploitation du territoire et aussi leurs vocalisations, *Pedilorhynchus* et *Artomyias* sont bien des *Muscicapa*. Nous ferons également remarquer ici, si besoin était, que les espèces afrotropicales du genre *Muscicapa* ne se différencient pas suffisamment de celles du Paléarctique, par exemple, au point d'être placées dans un genre particulier *Alseonax* comme le font encore certains taxinomistes.

Les traits morphologiques et comportementaux liés à la recherche alimentaire (cf. ERARD, 1987) ainsi que les vocalisations séparent les *Myioparus* des *Muscicapa*.

En revanche, *Stizorhina* montre un comportement postural très varié (avec notamment des parades en vol papillonnant, des mouvements d'ouverture et de fermeture rapide des rectrices externes, des postures horizontales avec de lents et amples redressements des rectrices fermées), des vocalisations très sonores et des chants de type « *Turdus* ». Il ne semble pas s'agir d'un Muscicapinae. Il rappellerait plutôt les petits Turdinae (voir par exemple les données *in* CRAMP, 1988 et *in* GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1988). Mentionnons que, pour le volume 5 du « *Birds of Africa* », nous avons mis *Stizorhina* dans la synonymie de *Neocossyphus* que nous avons placé dans les Turdinae (ERARD, sous presse). AMES (1975), d'après la morphologie de la syrinx considère que le genre *Neocossyphus* n'appartien-

Source : MNHN, Paris

drait pas aux Turdidae. De même, JENSEN (sous presse), tirant argument du plumage juvénile non tacheté (mais il ne l'est pas non plus chez *Pedilorhynchus comitatus*), et de caractères pour le moins subjectifs d'oiseaux tenus en main, suggère que les *Neocossyphus* pourraient constituer une famille à part entière. Tout cela reste à éclaircir, d'autant que, s'appuyant sur des résultats d'hybridations d'ADN, SIBLEY, AHLQUIST et MONROE Jr (1988) séparent, dans la famille des Muscicapidae, deux sous-familles, les Turdinae et les Muscicapinae, ces derniers divisés en deux tribus, les Muscicapini (avec les *Muscicapa* et genres voisins) et les Saxicolini (avec les *Erithacus* et autres espèces de petite taille auparavant placées dans les Turdinae *sensu lato*).

Les *Fraseria* ne se différencient des autres Muscicapinae que par leur morphologie, leurs postures et, chez *cinerascens*, certains comportements alimentaires (en l'occurrence la consommation de vers pris au sol) qui font que ces oiseaux évoqueraient davantage des «Saxicolini» que des « Muscicapini » (au sens de SIBLEY, AHLQUIST & MONROE Jr, 1988). Toutefois, certains de leurs traits morphologiques et éthologiques (notamment la capture de proies au sol) sont également partagés par d'autres espèces africaines des genres *Bradornis* et *Melaenornis* qui sont bien des Muscicapinae.

Remarques éco-éthologiques

D'emblée nous préciserons qu'à ce niveau de comparaison, aucun pattern bien net ne permet de caractériser un genre donné par rapport à un autre, sinon que les *Muscicapa* (incluant *Pedilorhynchus* et *Artomyias*) sont typiquement des chasseurs à l'affût qui capturent leurs proies à l'issue d'un vol effectué depuis un perchoir, et que les *Myioparus* sont des prospecteurs des feuillages (cf. ERARD, 1987).

En revanche, cette comparaison intergénérique nous permet de formuler une série de constatations générales à propos de l'ensemble du peuplement de Muscicapinae.

On remarquera que toutes ces espèces ne possèdent pas de plumage brillamment coloré : la teinte générale terne en fait des oiseaux très discrets quand ils ne sont pas en mouvement et ceci tant dans les habitats ouverts que dans les milieux fermés. On songerait à une coloration cryptique (antiprédatrice) liée à la prédominance de la chasse à l'affût chez les représentants gabonais (et d'ailleurs, pourrait-on ajouter) de cette sous-famille. Toutefois, force est de reconnaître que les teintes neutres caractérisent une très large majorité des espèces de Muscicapinae, notamment du genre *Muscicapa* (et genres voisins), aussi l'hypothèse d'un facteur phylogénétique entrant en jeu n'est-elle pas à rejeter.

En revanche, une constatation intéressante, car non liée à l'appartenance générique et ne traduisant donc pas une résultante phylogénétique, est la variabilité de l'organisation sociale : on observe des espèces qui vivent en couples permanents, d'autres en couples soumis à renouvellement, une autre en clans familiaux (*Artomyias fuliginosa*) et une autre en groupes (*Fraseria ocreata*). Nous détaillerons ceci plus loin.

Territorialité

On notera aussi que tous les Muscicapinae étudiés ici sont territoriaux, défendant la totalité (ou presque) de leurs domaines vitaux, mais que l'étendue des territoires varie en fonction du milieu fréquenté et du type d'organisation sociale, comme nous le verrons plus loin.

À propos de cette territorialité, on remarquera qu'elle peut s'exercer de manière systématique à l'encontre d'espèces différentes ainsi qu'en témoigne le comportement de *Fraseria cinerascens* vis-à-vis de *F. ocreata* et, surtout, de *Muscicapa cassini*. Nous reviendrons là-dessus plus loin dans l'exposé.

Toujours en ce qui concerne les territoires, nous mettrons l'accent sur une certaine opposition entre les espèces dont les territoires demeurent stables d'un cycle annuel à l'autre et celles où des changements s'opèrent d'une année sur l'autre, parfois même entre deux phases de reproduction dans un même cycle (exemple de *Terpsiphone viridis*, Monarchinae, cf. ERARD, 1987 et en préparation). Chez les Muscicapinae étudiés dans le présent travail, nous pouvons inscrire dans la première catégorie (cf. les cartes de distribution des domaines vitaux *in* ERARD, 1987) *Muscicapa cassini*, *M. sethsmithi*, *M. olivascens*, *Myioparus griseigularis*, beaucoup d'*Artomyias fuliginosa*, *Stizorhina fraseri*, *Fraseria ocreata* et *F. cinerascens*. Nous ne pouvons toutefois pas affirmer que, dans tous les cas, ce sont bien les mêmes oiseaux qui occupent d'année en année ces surfaces bien délimitées.

Source : MNHN, Paris

Toutefois, par marquage à l'aide de bagues colorées, nous avons acquis la preuve qu'il en allait bien ainsi pour *M. sethsmithi, M. griseigularis, S. fraseri, F. ocreata* et *F. cinerascens.*

Dans la seconde catégorie (territoires instables), nous rangerons *Muscicapa striata, M. epulata, M. caerulescens, M. plumbeus, Pedilorhynchus comitatus* et certains *Artomyias fuliginosa.*

Nous verrons plus loin que ces différences se trouvent essentiellement associées aux caractéristiques des milieux que fréquentent les espèces.

Également à propos des territoires, il convient de souligner l'existence d'un gradient dans les modalités d'utilisation du domaine vital par les diverses espèces.

En premier lieu, *Muscicapa sethsmithi* procède à une exploitation en taches de son habitat, stationnant très longtemps sur un nombre fort réduit de petites surfaces, pour la chasse et/ou pour la nidification.

Ensuite, nous constatons un gradient le long duquel une série d'espèces, qui exploitent elles aussi leur domaine vital en utilisant de petites zones de chasse successives, s'ordonnent de manière décroissante : elles restent de moins en moins fixées sur des secteurs restreints lors de leurs activités quotidiennes, élargissant leur champ d'action à l'ensemble de leur domaine vital. Le long de ce gradient se succèdent ainsi les représentants d'un premier groupe que composent *Muscicapa striata, M. olivascens*, puis *Artomyias fuliginosa.* Ces trois espèces chassent sur de petites surfaces pendant des temps plus ou moins longs puis changent de secteur pour, parfois, dans le cas de *M. striata*, ne plus y revenir ou, dans le cas des deux autres, pour effectuer des déplacements qui s'inscrivent dans le cadre d'une rotation des zones exploitées sur l'ensemble du domaine vital. Le second groupe comprend les espèces plus mobiles (*Muscicapa cassini* et, surtout, *M. epulata, M. caerulescens* et *Pedilorhynchus comitatus*) qui réduisent énormément le temps passé sur des secteurs de petite surface et qui, de ce fait, circulent davantage sur l'ensemble de leur territoire.

Tous ces oiseaux que nous venons de mentionner sont des chasseurs aériens, c'est-à-dire que, depuis un poste de guet, ils capturent sur l'aile des proies en déplacement ou posées sur un support. Nous rappellerons ici qu'au plan écomorphologique, *Muscicapa striata, M. cassini, M. sethsmithi, M. epulata, M. caerulescens, Pedilorhynchus comitatus* et *Artomyias fuliginosa* sont des constituants du groupe 4 (cf. ERARD, 1987) des chasseurs aériens attaquant des proies mobiles tandis que *Muscicapa olivascens* appartient au groupe 5 qui est celui des chasseurs aériens capturant souvent des proies dans la végétation (en l'occurrence les feuillages).

Les autres Muscicapinae, non cités, exploitent chaque jour l'intégralité de leur domaine vital lors de déplacements fréquents, voire incessants. Toutefois, *Stizorhina fraseri* et *Fraseria cinerascens*, deux chasseurs à l'affût (appartenant respectivement aux groupes écomorphologiques 4 et 5) assurent la liaison entre les espèces précédentes et les prospecteurs de feuillages qui circulent activement sur leur domaine vital (*Myioparus griseigularis, M. plumbeus* et *Fraseria ocreata*).

Nous rappellerons ici (cf. ERARD, 1987) qu'il n'existe pas de corrélation entre la taille des espèces et la superficie des territoires chez les Muscicapinae étudiés dans le présent travail. En revanche, nous avons établi (ERARD, 1987) une relation positive, et hautement significative, entre la surface moyenne des territoires spécifiques et la hauteur moyenne à laquelle chaque espèce fréquente la végétation (relation tout aussi marquée si l'on utilise le barycentre de la distribution des localisations verticales spécifiques dans l'architecture forestière). D'après les figures que nous avons déjà publiées (ERARD, 1987 : 185), il apparaît que la corrélation existe aussi bien quand on ne considère que les chasseurs aériens ou que les prospecteurs de feuillages. Nous reviendrons sur ces remarques lors des comparaisons effectuées sur la base des habitats fréquentés, car l'ouverture du milieu semble jouer un rôle important.

Vocalisations

Nous parlerons davantage des vocalisations dans les comparaisons basées sur les milieux fréquentés et sur les systèmes sociaux. Néanmoins, nous pouvons ici faire un certain nombre de remarques.

Tout d'abord, nous constaterons la séparation nette qui existe entre les chants selon qu'ils assurent une fonction territoriale ou sexuelle (nous les avons alors, dans ce dernier cas, appelés chants de cour). Nous anticiperons ici

Source : MNHN, Paris

sur notre travail sur les Platysteirinae et les Monarchinae (ERARD, en préparation) en précisant que cette différenciation existe également chez les autres gobe-mouches du Nord-Est du Gabon, de même que chez bien d'autres espèces forestières (BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation). Dans les régions tempérées, le même chant assure souvent les deux fonctions (HOWARD, 1920 ; THORPE, 1961 ; ARMSTRONG, 1963 ; THIELCKE, 1970). Cette opposition se traduit par des différences structurales importantes entre les deux types de signaux. On remarquera aussi que la variabilité des signaux à fonction sexuelle est beaucoup plus grande que celle des signaux à signification territoriale qui apparaissent plus stéréotypés. Ceci rejoint les remarques de MARLER (1967) qui constate que les vocalisations à longue portée tendent à constituer des signaux mieux séparés, plus discrets (par opposition à graduels) que ceux à faible portée.

Un autre point important relatif aux émissions vocales est la fréquente utilisation de la double tonalité par les Muscicapinae du Nord-Est du Gabon. Ce phénomène acoustique a été observé chez beaucoup d'espèces (POTTER, KOPP & GREEN, 1947 ; BORROR & REESE, 1956 ; GREENEWALT, 1968 ; STEIN, 1968 ; MILLER, 1977 ; GAUNT & GAUNT, 1985) mais ne se manifeste qu'occasionnellement, ou du moins ne concerne que quelques notes dans l'ensemble des strophes utilisées par chacune des espèces où la double voix a été décelée. Celle-ci n'a toutefois pas été détectée chez *Pedilorhynchus comitatus*, sans aucun doute parce que nous n'avons pas enregistré les chants de cet oiseau. En revanche, nous ne l'avons notée ni chez les *Myioparus*, ni chez *Stizorhina*, pour lesquels nous possédons pourtant une documentation bioacoustique conséquente. Cette émission simultanée de deux sons indépendants trouve sa plus large utilisation chez *Fraseria cinerascens*.

Cette production de deux fréquences différentes simultanées est, dans l'état actuel des connaissances (cf. NOTTEBOHM, 1971 ; BRACKENBURY, 1982 ; GAUNT & GAUNT, 1985), expliquée par le fonctionnement indépendant des bronches, qui portent les membranes tympaniformes de la syrinx, responsables de la production des sons.

La première hypothèse qui vient à l'esprit à propos de ce phénomène acoustique est celle d'un dysfonctionnement syringien, sous l'effet d'une excitation de très fort niveau. Dans ce cas, pourquoi ce phénomène serait-il aussi fréquent et stéréotypé chez les oiseaux que nous avons étudiés ? Dans l'exemple de *F. cinerascens*, on ne peut qu'être frappé par la remarquable constance des caractères physiques (en fréquence, durée et amplitude) de chacun des motifs, non seulement au cours d'un cycle annuel donné, mais également d'une année sur l'autre.

Si la double tonalité n'est pas un « artefact » dû à un contexte particulier, on peut alors s'interroger sur son utilisation éventuelle dans les systèmes de communication. On remarquera que ce phénomène bioacoustique introduit deux particularités structurales : la diversité et la complexité. On peut même en ajouter une troisième : l'identité individuelle. En effet, l'introduction d'une seconde fréquence, modulable en amplitude et en fréquence de manière différente de la première, ouvre une large gamme de possibilités de compositions structurales équivalentes à une augmentation du répertoire par variation des types de notes. Dans le cas de *F. cinerascens*, on pourrait même se demander si la variété des motifs utilisés n'équivaudrait pas à la variété des types de chants observée chez les individus d'espèces des régions tempérées (NOTTEBOHM, 1975 ; KREBS, 1977 ; KROODSMA, 1982 ; KREUTZER, 1988) ; toutefois, on ne trouve pas chez *F. cinerascens* (du moins, nous ne l'avons pas constaté), comme chez ces derniers, d'individus différents qui, dans leurs chants, partagent les mêmes motifs vocaux.

Il serait à rechercher dans quelle mesure cette particularité acoustique pourrait contribuer à la reconnaissance spécifique quand elle apparaît de manière aussi régulière dans le chant de certaines espèces (*Muscicapa cassini, M. sethsmithi, M. epulata, M. olivascens, Artomyias fuliginosa, Fraseria cinerascens*). Rappelons à ce propos que GÜRTLER (1973) a montré que la présence d'une seconde fréquence, plus haute et indépendante de la première, est nécessaire à la reconnaissance spécifique dans le cri territorial de la Tourterelle turque *Streptopelia decaocto*.

Nous suspectons fort que la double tonalité soit, chez les Muscicapinae étudiés, un mécanisme de reconnaissance acoustique individuelle (voir MILLER (1977) pour l'utilisation de ce phénomène acoustique dans les relations mère/jeune chez le Canard carolin *Aix sponsa*). Bien sûr cela reste à démontrer expérimentalement

Source : MNHN, Paris

mais on peut remarquer ici que les *Myioparus* et *Stizorhina*, qui ne nous ont pas montré de double tonalité, ont des chants (de proclamation territoriale chez *Myioparus*, de reconnaissance chez *Stizorhina*) porteurs de caractéristiques individuelles. Chez ces oiseaux, le chant est organisé selon un schéma spécifique simple (quelques notes) qui présente quelques modifications de forme (variation de la modulation de fréquence et/ou du découpage temporel) propres á chaque individu. En revanche, les autres Muscicapinae possèdent des chants très variés et les caractéristiques individuelles ne se manifestent que sous forme de motifs ou de notes particuliers et lá, la double tonalité introduit, au niveau du timbre, de véritables « marqueurs » acoustiques.

Les diffusions de chants que nous avons effectuées á des mâles *Fraseria cinerascens* montrent que, comparativement à celle contre un mâle étranger au secteur, la réaction vis-à-vis d'un mâle voisin est : 1) aussi forte près du nid, 2) plus faible près de la limite des territoires, 3) aussi forte sur la bordure territoriale opposée. Ces résultats s'accordent à ceux obtenus par divers auteurs (par exemple WEEDEN & FALLS, 1959 ; FALLS & BROOKS, 1975 ; WUNDERLE, 1978 ; FALLS, 1982). Cela suggére donc bien une reconnaissance individuelle. Étant donné que les informations disponibles vont dans le sens d'une relation inverse entre la taille du répertoire et le degré de distinction individuelle entre les oiseaux voisins et ceux étrangers au lieu (FALLS, 1982), on peut supposer que cette fréquente double tonalité dans les motifs de *F. cinerascens*, espéce au répertoire trés varié, participerait effectivement á la caractérisation individuelle ; adaptation importante, ne serait-ce que pour, dans une population liée à un milieu particulier (le bord de l'eau dans le cas présent) et composée d'individus longévifs, permettre de déceler aisément les vacances de territoire quand elles se produisent (cf. KREBS, 1971, 1976 ; FALLS, 1982). Par ailleurs, ce phénoméne de double voix peut également accroître la redondance de l'information véhiculée par le signal (AUBIN, 1986), ceci peut en effet être utile dans les conditions du milieu oú vit l'espéce.

Nous pouvons aussi noter que, chez *Fraseria ocreata*, dont les vocalisations sont souvent composées de notes multi-impulsionnelles et montrent une certaine organisation graduelle, l'emploi de la double tonalité est réduit á quelques notes. L'identité individuelle semble alors s'appuyer davantage sur la répétitivité de certains motifs et sur l'utilisation d'imitations d'autres espèces. Il y a là matière à un vaste champ de recherches expérimentales.

Ces caractéristiques individuelles dans les chants concernent essentiellement les mâles (sauf pour *Stizorhina fraseri* dont les individus des deux sexes émettent le chant de reconnaissance). Toutefois, des reconnaissances individuelles peuvent aussi s'appuyer sur les cris (cf. *Muscicapa cassini, M. sethsmithi, Myioparus griseigularis, Stizorhina fraseri, Fraseria ocreata*) et permettre ainsi le développement de liens trés étroits entre les partenaires de l'unité sociale (adultes et jeunes).

Rondes

À propos des relations interindividuelles, nous rappellerons (cf. ERARD, 1987) que quelques espéces seulement s'intégrent aux rondes, associations plurispécifiques que réalisent certains vertébrés insectivores lors de leur recherche alimentaire. La participation est liée au mode de chasse, á l'étendue des domaines vitaux et à l'organisation sociale (ERARD, 1987). Seuls *Fraseria ocreata, Myioparus plumbeus, M. griseigularis* et *Stizorhina fraseri* (par ordre décroissant du taux moyen annuel de participation) s'intégrent aux rondes. Il apparaît aussi que, pour chaque espèce, la fréquentation de ces rondes est maximale en grande saison séche, période contraignante au plan des ressources alimentaires pour les insectivores ; elle est minimale durant la période de reproduction, c'est-à-dire aux époques (saisons des pluies et petite saison séche) où la nourriture est abondante. Ceci appuie l'interprétation d'une fonction davantage alimentaire qu'antiprédatrice que rempliraient ces formations plurispécifiques (cf. aussi GRUBB, 1977) qui jouent un rôle dans l'apprentissage social, pour les jeunes notamment qui se familiariseraient avec les prédateurs, les ressources, leur répartition et les modalités les plus efficaces de leur exploitation (cf. BROSSET, 1969 ; 1989 ; WILLIS, 1972 ; ERARD, 1987 et références données dans ce travail).

Reproduction

Aprés ces remarques sur la territorialité et les vocalisations, nous pouvons en formuler d'autres sur la reproduction.

Source : MNHN, Paris

En premier lieu, nous considérerons la saisonnalité de la nidification qui, pour la plupart des espèces, se déroule de septembre-octobre à mars, mais en présentant souvent des pics au début des pluies en septembre-octobre et durant la petite saison sèche de la mi-décembre à la mi-février. Même *Muscicapa sethsmithi*, qui a été observé nichant pratiquement à tous les mois de l'année, montre un maximum durant la petite saison sèche. La reproduction des espèces liées au bord de l'eau (*Muscicapa cassini* et *Fraseria cinerascens*) est plus saisonnière puisque les sites où nichent ces espèces ne sont disponibles qu'à la faveur de la baisse du niveau d'eau (voir aussi Brosset, 1979) qui contrôle aussi les populations d'invertébrés (cf. Irmler (1975, 1979) et Adis (1981) sur les forêts de Varzea et d'Igapo, forêts inondées amazoniennes).

Le démarrage du cycle de reproduction de ces Muscicapidae du Nord-Est du Gabon est manifestement calqué sur celui des pluies qui suivent la grande saison sèche et dont les effets sur la végétation et la faune invertébrée provoquent la recrudescence des ressources alimentaires.

Les variations, d'une année sur l'autre, dans le déclenchement et le déroulement des pluies, entraînent une variabilité du démarrage de la reproduction. Aussi les observations sur la nidification, que nous avons effectuées sur une longue période de temps, tendent-elles, par effet cumulatif, à élargir l'éventail des dates de reproduction. De la sorte, dans un cycle annuel donné, la période de reproduction est en réalité plus contractée qu'elle ne le paraît en juxtaposant les informations relatives à plusieurs années.

Nos données rejoignent celles d'autres auteurs qui ont souligné une saisonnalité dans les forêts sempervirentes équatoriales (Moreau, 1936, 1950, 1964 ; Baker, Marshall & Harrison, 1940 ; Waro, 1969 ; Fogden, 1972 ; Bell, 1982-84 ; Brosset, 1981a ; voir aussi les données *in* Brosset & Erard, 1986 et en préparation).

Nous n'avons pas suffisamment d'informations sur les poids des Muscicapinae pour tester l'hypothèse d'un engraissement préposital, important dans le déclenchement de la reproduction d'au moins certaines espèces tropicales (Ward, 1969 ; Jones & Ward, 1976 ; Fogden & Fogden, 1979 ; Brosset, 1981a, 1981b). Selon les données dont nous disposons, le cycle annuel des Muscicapinae du Nord-Est du Gabon est de 12 mois et de type austral, c'est-à-dire commençant à la fin de la grande saison sèche ; c'est pourquoi tous nos diagrammes ont été débutés en juillet, cœur de la grande saison sèche, mois le plus sec de l'année. Nous n'avons décelé aucun cycle inférieur à 12 mois comme ceux de 10 mois observés pour certains passereaux de Bornéo (Fogden, 1972). En l'absence de données expérimentales, nous pensons tout de même qu'il n'existe pas, au moins chez les gobe-mouches (Muscicapinae, Platysteirinae et Monarchinae), de cycle annuel endogène comme l'ont suggéré certains auteurs à propos des oiseaux tropicaux (par exemple Moreau, 1931 ; Chapin, 1932 ; Baker & Ranson, 1938 ; Moreau, Wilk & Rowan, 1947 ; Marshall, 1951, 1959, 1960a, 1960b). Comme nous l'avons déjà souligné et ainsi qu'en a discuté Brosset (1981a), le début du cycle reproducteur est lié aux pluies qui en modulent la date (voir aussi Davis, 1945 ; Moreau, 1950 ; Skutch, 1950 ; Marchant, 1959 ; Snow & Snow, 1964 ; Foster, 1974). Au plan écologique, un tel déroulement de la reproduction se comprend très bien, ainsi que l'a décrit Brosset (1981a), puisque les données disponibles sur les ressources alimentaires végétales et animales (Charles-Dominique, 1971 ; Hladik, 1973, 1978 ; Emmons, 1975 ; Dittami & Gwinner, 1985) montrent que celles-ci sont les plus abondantes lors des saisons des pluies (octobre-novembre et mars-avril), d'où les deux pics de reproduction observables, chacun avant l'une de ces saisons pluvieuses. De plus, par le peu de fortes pluies (> 50 mm) (cf. fig. 3 *in* Erard, 1987), et par ses caractéristiques de température et d'insolation, la petite saison sèche apparaît comme une période hautement favorable à la nidification de nombreuses espèces (Brosset, 1981a ; Brosset & Erard, 1986 et en préparation). Nous ferons toutefois remarquer que toutes les descriptions des cycles de reproduction s'appuient essentiellement sur les dates de ponte. Or, il a été montré, au moins chez le Pigeon ramier *Columba palumbus* et chez le Bouvreuil pivoine *Pyrrhula pyrrhula* que les femelles sont physiologiquement capables de reproduction bien avant la ponte du premier œuf, laquelle dépend de l'acquisition, par la femelle, de réserves énergétiques suffisantes (Murton & Isaacson, 1962 ; Murton, Isaacson & Westwood, 1963a, 1963b). De plus, l'influence de la température (bien que sous l'équateur les fluctuations soient relativement

Source : MNHN, Paris

faibles mais perceptibles) serait à envisager car elle est connue pour jouer un rôle important dans les dates de ponte chez les oiseaux des régions tempérées, le nombre d'œufs étant lui davantage conditionné par la pluviométrie et l'ensoleillement, ainsi que par l'avancement de la saison de reproduction (cf. par exemple O'Connor & Morgan (1982) sur *Muscicapa striata*). Rappelons également qu'il existe une hypothèse selon laquelle les oiseaux soumis à de fortes prédations, ou destructions de nids, auraient avantage à pondre moins d'œufs par ponte que ceux qui ne subiraient pas ces contraintes (cf. discussion par Slagsvold, 1984). Cette hypothèse demeure bien sûr à tester.

La reproduction s'arrête toutefois, ou du moins se ralentit considérablement, pendant la seconde saison des pluies (mars-juin), à une période pourtant riche en ressources alimentaires. Manifestement, il existe une relation de cause à effet entre cet arrêt de la reproduction et le déclenchement de la mue des plumes voilières (rémiges et rectrices). Il est connu de longue date que l'action thyroïdienne favorise la mue alors que le plein développement des gonades l'inhibe (Assenmacher, 1958 ; Murton & Westwood, 1977). De fait, Murton & Westwood (1977), reconsidérant les données de Ward (1969), trouvent une corrélation hautement significative entre la régression des gonades et le début de la mue des rémiges primaires. Le mécanisme hormonal contrôlant l'arrêt de la reproduction et le démarrage de la mue chez les oiseaux tropicaux n'est encore pas analysé dans le détail, en ce sens que l'on ignore toujours si la mue commence en raison de l'arrêt de l'activité des gonades ou, à l'inverse, si les gonades cessent d'être actives parce que la mue débute. Toujours est-il que le démarrage de la mue (insistons bien sur le fait qu'il s'agit de celle qui affecte les plumes voilières car les plumes de contour sont remplacées progressivement à toute saison) paraît relativement brusque et affecte pratiquement tous les individus de la population de l'espèce concernée. Il est de fait symptomatique que nous ayons observé, tant chez les Muscicapinae que chez les Platysteirinae et les Monarchinae, des couples construisant des nids mais qui cessaient brusquement ces activités pour muer leurs plumes voilières. Nous mentionnerons ici n'avoir pas constaté de mue des plumes voilières chez des oiseaux se reproduisant, comme cela a été signalé pour un certain nombre d'espèces néotropicales (Foster, 1975). Il est aussi possible, comme le soulignent Dittami & Gwinner (1985), que la régression des gonades et le démarrage de la mue soient, au sein de la population de chaque espèce, mieux synchronisés que le développement des gonades (Fogden & Fogden, 1979 ; Stiles, 1980), d'où une plus grande variabilité en début qu'en fin de reproduction. De plus, cette variabilité pourrait être également liée au fait que la date de reproduction des oiseaux serait susceptible d'être dépendante de celle de leur naissance (Berndt & Winkel, 1971 ; Fogden, 1972 ; Stiles & Wolf, 1974). Il ne serait toutefois pas impossible que les oiseaux tropicaux soient tout de même sensibles aux faibles variations photopériodiques équatoriales et les utilisent pour réguler les cycles de leurs gonades et de leur mue (Dittami & Gwinner, 1985).

La période de mue est contraignante tant par son coût énergétique (pour la croissance des nouvelles plumes et pour contrecarrer les modifications des caractéristiques aérodynamiques) que par les perturbations entraînées dans les activités de recherche alimentaire et de lutte contre les prédateurs. Il est donc avantageux pour les oiseaux d'effectuer leur mue à une période de l'année riche en ressources alimentaires.

À propos de la reproduction, un certain nombre d'autres remarques peuvent être faites. Tout d'abord, on notera que les nids de ces divers Muscicapinae, relativement volumineux et élaborés, sont d'un type assez homogène et, précisons-le ici, bien différent de celui des nids des Platysteirinae et des Monarchinae (Erard, en préparation, cf. les données *in* Brosset & Erard, 1986). Dans l'ensemble, ils ne diffèrent guère des nids des gobe-mouches et des petits Turdinae paléarctiques, tout au plus sont-ils parfois plus rudimentaires et, à l'occasion, sont-ils placés dans des sites qui ne seraient pas utilisés dans les régions tempérées, car trop exposés. En effet, dans ces dernières, les nids « à ciel ouvert » sont toujours dissimulés, c'est-à-dire placés de manière à ne pas être vus par les prédateurs. En revanche, en milieu tropical, et surtout en forêt, ils sont très visibles mais mimétiques (cf. Brosset, 1974), et sont situés hors de toute atteinte par un prédateur cheminant dans la végétation (arbuste ou pousse isolés, branche écartée de la masse des feuillages...).

Nous remarquerons, à propos des nids, que les

Source : MNHN, Paris

données relatives aux Muscicapinae montrent que n'est pas fondée l'hypothèse de SNOW (1978) selon laquelle, pour minimiser les risques de prédation, les nids des oiseaux des forêts tropicales seraient de très petite taille et ne pourraient donc pas contenir un nombre élevé d'oisillons.

Les Muscicapinae que nous avons étudiés dans le Nord-Est du Gabon n'échappent pas à la régle d'une faible grandeur de ponte en zone tropicale (MOREAU, 1944 ; LACK, 1947, 1948, 1966, 1968 ; SKUTCH, 1949, 1967 ; LACK & MOREAU, 1965 ; CODY, 1971). Cela se traduit par un nombre d'œufs restreint, deux en général.

On remarquera aussi la relative rareté des secondes pontes normales dans un même cycle annuel et aussi des pontes de remplacement aprés destruction de la ponte ou prédation des oisillons. Par le suivi de couples (Muscicapinae certes, mais aussi, et surtout, car plus abondants, Platysteirinae et Monarchinae), nous suspectons fort que ceux dont la reproduction a échoué au début de la saison des pluies qui vient aprés la grande saison sèche (septembre-octobre) ne nicheraient pas à nouveau dans les semaines qui suivent mais attendraient la petite saison séche, voire le début des pluies qui lui succédent (entre mi-décembre et début mars).

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour tenter d'expliquer cette réduction du nombre des œufs par ponte chez les oiseaux tropicaux. LACK (1947) a suggéré que la ponte représenterait le nombre maximum d'oisillons que les parents peuvent nourrir. Pour lui, sous les tropiques ce nombre serait limité par la conjonction de trois facteurs : 1) la longueur du jour, plus courte que celle existant à l'époque de la reproduction dans les régions tempérées, laisserait moins de temps pour la recherche alimentaire et le nourrissage des couvées, 2) la pression compétitive serait plus importante (richesse spécifique plus grande), 3) la prédation serait plus intense (plus forte diversité des prédateurs, dont certains spécialistes). En revanche, SKUTCH (1949, 1967) considére que les oiseaux tropicaux ne nourrissent pas autant de jeunes qu'ils le pourraient mais que le taux de natalité serait sélectionné de manière à ne contrebalancer que le faible taux de mortalité des adultes, par le jeu de facteurs régulateurs dépendant de la densité. Il est certain qu'actuellement peu d'écologistes tropicaux sont adeptes des thèses de LACK. De fait, il est symptomatique que, dans la même localité, des espèces propres aux formations secondaires pondent davantage d'œufs que leurs équivalents forestiers (ex. *Terpsiphone viridis* comparativement à *T. batesi*, ERARD en préparation ; voir aussi les données *in* BROSSET & ERARD, 1986). Manifestement, le déterminisme de ce paramétre de la cinétique démographique des populations s'appuie sur des facteurs génétiques et d'autres du milieu, liés à la régulation dynamique, présente et passée, de ces populations, facteurs que nous sommes encore loin de comprendre. Nous ne sommes ainsi pas en mesure d'établir cet important paramètre qu'est la production moyenne de jeunes hors du nid/an/unité sociale. Tout porte à penser, en particulier les importants taux de prédation, qu'il est faible. Compte tenu de la grande longévité des adultes (cf. *Muscicapa sethsmithi, Stizorhina fraseri, Fraseria ocreata* et *F. cinerascens*) traduisant de faibles taux de mortalité (cf. aussi FOGDEN, 1972 ; SNOW & LILL, 1974 ; THIOLLAY, 1971 ; et les données *in* BROSSET & ERARD, 1986) et la relative stabilité des peuplements constatée durant la période d'étude (ERARD, 1987), il ne serait pas surprenant que les taux de production annuelle soient faibles, témoignant ainsi de populations fonctionnant selon la « stratégie K » (PIANKA, 1970, 1972 ; BLONDEL, 1976, 1979).

Lié á cette faible production de jeunes est le fait que ces derniers restent longtemps avec leurs parents, la durée d'élevage hors du nid étant considérablement plus longue que celle observable dans les régions tempérées ou chez les espèces orientées vers une « stratégie r ». Il est certain que cette longue dépendance des jeunes vís-à-vís des adultes ne peut que leur être avantageuse en termes d'apprentissage social et de survie.

Nous remarquerons aussi que la durée de l'incubation et celle de l'élevage au nid ne diffèrent guère des valeurs que l'on obtient dans les régions tempérées pour les gobe-mouches et les petits Turdidae paléarctiques (cf. NIETHAMMER, 1937 ; WITHERBY *et al.*, 1943 ; DEMENTIEV & GLADKOV, 1954 ; GÉROUDET, 1957 ; GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1962, 1988 ; CRAMP, 1988). En revanche, comme l'a déjà souligné BROSSET (1974), les nourrissages au nid sont moins fréquents, correspondent soit á des proies de taille plus importante, soit á un plus grand nombre de proies par visite. Seuls, chez les Muscicapinae que nous avons étudiés, *Musci-*

Source : MNHN, Paris

capa sethsmithi et, dans une moindre mesure, *Pedilorhynchus comitatus* et *Artomyias fuliginosa*, ont des rythmes d'apports alimentaires au nid comparables à ceux de leurs équivalents paléarctiques (cf. les données relatives à *M. striata*).

On notera également que, chez tous les Muscicapinae du Nord-Est du Gabon où cela a pu être étudié, l'incubation est le fait de la femelle seule. En revanche, l'élevage est assuré par tous les membres de l'unité sociale. Nous reviendrons là-dessus plus loin.

Comparaisons intragénériques

La première constatation porte sur les unités sociales. En effet, si l'on considère les *Muscicapa sensu stricto*, on note une relative homogénéité, avec une organisation sociale basée sur les couples permanents ou à renouvellement ; en revanche, si l'on inclut *M. infuscata* (= *Artomyias fuliginosa*), les unités sociales ne sont plus uniquement des couples mais peuvent être des trios ou des clans familiaux. Chez les *Fraseria*, le contraste est encore plus saisissant entre *cinerascens* qui vit en couples et *ocreata* qui constitue des groupes. L'interprétation de ces différences est donc à rechercher ailleurs que dans des facteurs phylogénétiques ; nous examinerons la question plus loin, dans les comparaisons en fonction des types d'organisation sociale.

Une seconde remarque porte sur la variabilité de la surface des territoires et des modalités de leur utilisation chez les espèces du genre *Muscicapa sensu lato*. On note aisément l'influence du milieu quand on compare les espèces de même taille que sont *Muscicapa cassini* (3 ha, mais sous forme d'une étroite bande le long d'un cours d'eau), *M. olivascens* (20 ha en forêt primaire), *M. caerulescens* (20 ha dans les formations secondaires) et *M. comitata* (= *Pedilorhynchus comitatus*) (7 ha dans les formations secondaires). Nous discuterons de cela plus loin.

Un troisième point de ces comparaisons basées sur la systématique est celui des vocalisations. Il est évident que les divers cris et chants des *Muscicapa* (incluant *Artomyias* et *Pedilorhynchus*) ont « un air de famille » ; ce sont des émissions sonores aiguës, complexes et diversifiées où apparaissent cependant les caractéristiques spécifiques et individuelles. La gamme des fréquences utilisées, les modulations qui leur sont imprimées et leur découpage temporel concourent à leur donner un timbre aigrelet sur un tempo précipité. On remarquera au passage que les vocalisations de *Stizorhina* diffèrent bien de celles des *Muscicapa*, mais les chants de «*Turdus* » émis par cette espèce rappellent ceux de *Fraseria ocreata*. Il serait donc intéressant de rechercher, par des analyses biochimiques, si *Stizorhina* n'appartiendrait pas aux Turdinae *sensu* Sibley, Ahlquist & Monroe, Jr (1988) et si *Fraseria* n'occuperait pas, dans les Muscicapinae, une position le rapprochant des Turdinae.

Cette remarque nous amenant aux *Fraseria*, nous ne pouvons que constater les profondes différences qui séparent *cinerascens* d'*ocreata*. Si leur pattern de coloration est le même (à part les lores blancs de *cinerascens* et des plumages juvéniles différents), ils ne présentent qu'un indice de similitude morphologique de 0,66 (Erard, 1987). Leur organisation sociale est totalement différente (voir ci-dessus la première remarque), leurs vocalisations aussi, encore que le cri d'alarme, près du nid, de *cinerascens* se présente comme une note multi-impulsionnelle, comme les appels d'*ocreata*, mais là s'arrête la ressemblance, encore que les cris de jeune d'*ocreata* (fig. 74) en évoquent certains de *cinerascens* (fig. 70). Les nids et les œufs sont certes différents, et les différences entre les deux espèces apparaissent mieux marquées qu'entre les divers *Muscicapa* et les *Fraseria*, mais le pattern fondamental demeure le même. Au vu de toutes ces différences, on serait tenté de considérer que nous sommes en présence d'une simple convergence et que *cinerascens* et *ocreata* ne sont point congénériques. Les données ostéologiques (Erard en préparation) suggèrent qu'il n'en va pas ainsi et que les deux espèces appartiennent bien au même genre.

Ces comparaisons intragénériques s'appuient évidemment sur les genres tels qu'ils ont été définis par les taxinomistes. Or, en ornithologie, le genre n'est souvent qu'une catégorie pratique pour la classification et pour mettre ensemble des espèces que tout un faisceau de données rap-

Source : MNHN, Paris

proche. Il s'agit d'une catégorie à partir de laquelle il est aisé de forger des hypothèses de travail sur les phénomènes évolutifs comme la spéciation ou la radiation adaptative. Toutefois, force est de reconnaître qu'en ornithologie, le genre n'est pas toujours et loin s'en faut, un véritable taxon, unité évolutive, au sens prôné par Dubois (1988). Nous ne discuterons pas ici ce problème, nous attirerons simplement l'attention sur le fait que, quoiqu'il en soit, les genres que nous avons utilisés minimisent les différences éco-éthologiques intragénériques, différences qui témoignent donc d'influences non phylogénétiques.

PATTERNS SOCIO-ÉCOLOGIQUES ÉMERGEANT DES COMPARAISONS BASÉES SUR LES HABITATS FRÉQUENTÉS

Nous avons déjà détaillé les modalités de la sélection et du partage des habitats par les divers Muscicapinae, comparativement aux Platysteirinae et Monarchinae (Erard, 1987). Nous n'y reviendrons pas ici. Nous allons, en revanche, examiner les particularités éco-éthologiques liées à la vie dans les principaux milieux que sont le bord de l'eau, les formations secondaires et la forêt naturelle non remaniée.

Caractéristiques des espèces liées au bord de l'eau

Deux Muscicapinae sont inféodés à la forêt inondée ou aux berges des grandes rivières, ce sont *Muscicapa cassini* et *Fraseria cinerascens*. Nous avons déjà montré (Erard, 1987) qu'ils installent des territoires linéaires, en raison des particularités de leur habitat bien que, quand la forêt inondée (ou simplement inondable dans le cas de *F. cinerascens*) couvre une superficie suffisante, ils réalisent des territoires partageant le milieu en surfaces et non plus en distances entre les unités sociales. Si tous deux sont monogames, les territoires qu'ils occupent ne sont pas de taille équivalente par rapport à celle des oiseaux (3 ha pour *M. cassini* d'environ 17 g contre 1,4 ha pour *F. cinerascens* de 23 g). On peut y voir un effet, d'une part, des modalités de chasse (*cassini* est davantage un chasseur aérien que *cinerascens* beaucoup plus plastique dans ses comportements de recherche alimentaire) et, d'autre part, de la structure physique du milieu (*cassini* a besoin de beaucoup d'espaces dépourvus de végétation pour chasser alors que *cinerascens* requiert une végétation dense).

La territorialité et la superficie des territoires (de type A de Nice (1941), c'est-à-dire occupés toute l'année et où toutes les activités sont exercées) sont généralement tenues pour être liées aux ressources alimentaires (cf. les travaux sur les nectarivores montrant quand commence et où s'arrête la territorialité : Gill & Wolf, 1975, 1977 ; Kodic-Brown & Brown, 1978 ; Ewald & Carpenter, 1978 ; Pyke, 1979 ; voir aussi Stenger, 1958 ; Brown, 1964 ; Davies, 1981 ; Mixon, Carpenter & Paton, 1983 ; Davies & Houston, 1984). La principale fonction d'un territoire serait d'espacer les unités sociales, de manière à ce que chacune d'elles puisse nourrir correctement ses membres et assurer le succès de leur reproduction (cf. Wilson, 1975). Soit les individus apprécieraient directement l'abondance des proies et ajusteraient en conséquence la taille de leurs territoires à leurs besoins énergétiques (Pitelka, Tomich & Treichel, 1955 ; Stenger, 1958 ; Armstrong, 1965 ; Moss, 1969 ; Holmes, 1970 ; Mahler, 1970 ; Watson & Moss, 1970 ; Gass, Angeher & Centra, 1976 ; Salmonson & Balda, 1977 ; Franzblau & Collins, 1980), soit ils défendraient la surface la plus grande possible, la taille du territoire étant alors limitée par la pression compétitive intraspécifique (Gibb, 1956 ; Hinde, 1956 ; Lack, 1966 ; Krebs, 1971 ; Schoener, 1971 ; Ewald & Carpenter, 1978 ; Myers, Conners & Pitelka, 1979). Toutefois, ils pourraient également ajuster la taille de leur territoire à l'abondance prévisible des ressources alimentaires d'après la structure de l'ha-

Source : MNHN, Paris

bitat (MILLER, 1931 ; ERICKSON, 1938 ; ORIANS, 1961 ; HILDEN, 1965 ; WIENS, 1973 ; SEASTEDT & MACLEAN, 1979 ; SMITH & SHUGART, 1987).

Dans le cas présent de *M. cassini* et de *F. cinerascens*, on peut concevoir que la différence de taille des territoires dépende des disponibilités (ou potentialités) en ressources alimentaires. *M. cassini* se nourrissant d'insectes très mobiles (Diptères, Odonates, Lépidoptères Rhopalocères, cf. ERARD, 1987), on conçoit fort bien qu'il lui faille un milieu ouvert, pour pratiquer son mode de chasse, et suffisamment étendu pour bénéficier d'une variété de perchoirs adéquats et de proies qu'il puisse aisément exploiter au gré des variations spatio-temporelles de leurs densités et de leur distribution. Il est en effet fort vraisemblablement plus bénéfique à *cassini* de pouvoir circuler sur des distances de plusieurs centaines de mètres pour localiser les zones de chasse les plus favorables que de rester cantonné sur une surface plus ou moins circulaire, fusse-t-elle de 3 ha d'un seul tenant. En revanche, *F. cinerascens*, plus plastique dans ses modes de chasse et au régime plus diversifié, exploite davantage les divers éléments structuraux du milieu (espaces libres, feuillages, troncs, sol...) ainsi peut-il se fixer sur de petites surfaces. Dans les deux cas, si le territoire répond effectivement à des impératifs énergétiques, on pourrait penser que la structure du milieu joue un rôle important dans la prévisibilité des ressources alimentaires, comme le suggèrent SMITH & SHUGART (1987).

Nous rappellerons maintenant ici la territorialité interspécifique notée entre ces deux espèces. Toutefois, l'exclusion territoriale n'est le fait que de *cinerascens* vis-à-vis de *cassini*, jamais l'inverse, se traduisant par des chants (auxquels *cassini* nous a toujours paru indifférent encore que ceci serait à vérifier expérimentalement) et surtout par des attaques et des poursuites agressives. Cette apparente indifférence de *M. cassini* à l'égard des chants de *F. cinerascens* vient à l'appui d'une territorialité interspécifique unilatérale, ce qui expliquerait qu'au plan acoustique, il n'y ait pas de convergence entre les deux espèces comme cela s'observe dans d'autres cas (ROHWER, 1973 ; FERRY & DESCHAINTRE, 1974 ; MURRAY, 1976 ; ORDAL, 1976 ; CATCHPOLE, 1977 ; BECKER, 1977, 1985). Tout se passe donc comme si *cassini*, cherchant des emplacements libres pour chasser, était un intrus pour *cinerascens* qui défend constamment les limites de son territoire. Comme nous l'avons dit plus haut, *cinerascens* réagit fort vraisemblablement au comportement postural de *cassini* plutôt qu'à l'oiseau lui-même. La manière dont *cinerascens* rejette *cassini* hors de son canton (cf. plus haut et ERARD, 1987) laisse à penser que cette exclusion s'appuie bien sur une perception des structures du milieu dans la délimitation du territoire. Ceci irait donc dans le sens d'une évaluation des potentialités nutritives du milieu par la structure de celui-ci, complétée vraisemblablement par l'expérience acquise au cours des actions de chasse. En l'absence de données précises sur les abondances et les distributions des ressources alimentaires, il serait vain de discuter davantage cette question. Toutefois, nous ferons tout de même remarquer que, dans le cas de *cassini* et de *cinerascens*, les ressources défendues peuvent être des sites de nidification situés près de la berge et pour lesquels les deux espèces sont en compétition. Cette remarque appuie celle de SMITH & SHUGART (1987) pour qui la qualité du milieu serait le facteur régulateur ultime de la taille des territoires, la nourriture, les sites de nidification, les taux de prédation, ... ne seraient que des composantes de cette qualité d'ensemble du milieu (voir aussi FRETWELL & LUCAS, 1969 ; ORIANS, 1971).

À propos de ces deux espèces du bord de l'eau, on notera qu'elles dépendent des variations du niveau d'eau pour l'accès à leurs sites de nidification (tous pour *cassini*, beaucoup pour *cinerascens*). Toutefois, elles ne se reproduisent pas — ou rarement — durant la grande saison sèche, ni au début des pluies qui la suivent (juin-octobre), alors que les Glaréoles *Glareola nuchalis*, qui profitent des rochers exondés, le font (BROSSET, 1979) et que de nombreuses espèces forestières nichent quand les pluies reprennent (BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation). Manifestement cette absence de reproduction n'est pas liée à la disponibilité des sites de nidification puisque ceux-ci sont accessibles. En revanche, la saison sèche est une période contraignante pour la végétation et les invertébrés, de sorte que quand les pluies reviennent il n'y aurait pas assez de nourriture disponible au bord de l'eau. Il faut attendre que les populations d'invertébrés qui y sont liés s'y reconstituent tandis que les immigrations en provenance de la forêt de terre sèche n'ont pas encore commencé puisque les populations d'invertébrés s'y recons-

Source : MNHN, Paris

tituent aussi (cf. IRMLER, 1975, 1979 ; ADIS, 1981). Quand le niveau de nourriture suffisante serait atteint, les sites de nidification ne seraient plus accessibles en raison de la remontée des eaux (les pluies d'octobre sont les plus fortes de l'année). En revanche, durant la petite saison sèche, toutes les conditions favorables à la reproduction seraient réunies. Ce n'est évidemment qu'une hypothèse qu'il conviendrait d'éprouver en étudiant la répartition spatio-temporelle des arthropodes du bord de l'eau.

CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES HABITANT LES FORMATIONS VÉGÉTALES SECONDAIRES

Nous rappellerons ici que les formations secondaires, mis à part les abords des villages entretenus par l'homme et les derniers stades du cycle de reconstitution forestière postculturale (cf. ERARD, 1987), forment une mosaïque quadridimensionnelle (volume et temps) de milieux changeants, et ce souvent de rapide manière. Ces milieux fluctuant dans le temps et dans l'espace hébergent une avifaune caractérisée par une forte proportion d'espèces adoptant la « stratégie r » et dont les populations se composent, de ce fait, de beaucoup d'individus (cf. données *in* BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation).

La première remarque concernant les Muscicapinae des formations secondaires tient à ce que, sauf *Artomyias fuliginosa* qui peut former des clans familiaux sans doute stables, toutes les espèces vivent en couples qui paraissent soumis à renouvellement annuel et qui s'installent sur des territoires temporaires : d'un cycle annuel à l'autre, on ne retrouve pas les oiseaux au même endroit. Ils semblent calquer leur répartition sur celle des ressources.

Allant dans le sens de fluctuations des ressources alimentaires très marquées, en rapport avec la rapide évolution des habitats, est le fait que nous ayons noté la consommation occasionnelle de fruits en milieu secondaire chez *Muscicapa caerulescens, Pedilorhynchus comitatus, Artomyias fuliginosa, Stizorhina fraseri* et *Fraseria ocreata*. Nous l'avons également remarquée chez *F. cinerascens* du bord de l'eau, où les ressources paraissent aussi beaucoup fluctuer (voir plus haut). Nous n'avons pas observé de Muscicapinae consommant des fruits en forêt primaire où notre effort d'observation fut pourtant très grand.

Nous avons montré (ERARD, 1987) comment chaque espèce occupe une niche écologique qui lui est particulière. Nous voudrions maintenant insister sur le fait que les Muscicapinae ne sont pas abondants dans les formations secondaires. Nous ferons état, à propos de *Muscicapa epulata, M. caerulescens* et *Pedilorhynchus comitatus*, de quelques observations relatives à des remplacements d'oiseaux ou de couples. Lors des collectes effectuées pour obtenir des données sur les régimes alimentaires spécifiques, nous avons ainsi remarqué que les temps de remplacement des individus sont assez longs. Quand on prélève le mâle, la femelle quitte rapidement les lieux. Quand on prélève la femelle, le mâle conserve son territoire et acquiert une autre partenaire au bout de 20-35 jours (15-20 jours chez *Pedilorhynchus*, une fois cependant en moins d'une semaine). Le remplacement des couples prend plus de temps (20-30 jours chez *P. comitatus*, 30-45 jours chez *M. caerulescens*, près de 2 mois chez *M. epulata*). Ceci montre à l'évidence 1) que s'il existe des populations flottantes d'oiseaux non cantonnés (cf. BROWN, 1969 ; DAVIES, 1978 ; PATTERSON, 1986), elles ne doivent pas être très importantes, 2) qu'il se produit tout de même un effet régulateur de la densité par la territorialité chez ces oiseaux.

Le peu que nous sachions de la production de ces espèces montre qu'elle est faible ; autrement dit, les Muscicapinae des formations secondaires, en dépit des rapides modifications saisonnières et annuelles des milieux (quoique ces transformations s'effectuent peut-être selon un pattern fort prévisible) ne maximisent aucunement leur taux de reproduction comme on aurait pu le penser.

Source : MNHN, Paris

Caractéristiques des espèces de forêt primaire

Ce milieu est relativement stable, comparativement aux formations secondaires. Mis à part la dynamique aléatoire des chablis, la physionomie de la forêt primaire ne change pas.

Contrairement aux Muscicapinae des formations secondaires, ceux de la forêt primaire (comme d'ailleurs ceux du bord de l'eau) réalisent des unités sociales très stables, occupant des territoires fixes (cf. les cartes de distribution *in* Erard, 1987).

On remarquera que les espèces de la grande forêt montrent une plus grande plasticité dans leur recherche de nourriture et, surtout, se répartissent dans un plus large éventail de modalités comportementales. En particulier, elles tendent à exploiter leur territoire de manière plus uniforme (sauf *Muscicapa sethsmithi* qui se fixe sur de petits secteurs d'où il ne bouge guère).

Toutes ces espèces apparaissent longévives, produisent peu et constituent des unités sociales stables dont les membres établissent entre eux des liens très étroits (voir plus loin) ; elles présentent donc des caractéristiques des «stratèges de type K ».

Liée à l'habitat forestier, est à souligner l'existence de marques visuelles comme le jaune vif du bec de *Muscicapa sethsmithi* et le blanc pur des taches supralorales de *Fraseria cinerascens*, qui jouent le rôle de véritables cataphotes dans la signalisation à courte distance. Il en existe d'autres exemples chez les Platysteirinae et les Monarchinae (Erard, en préparation).

Si maintenant nous considérons les vocalisations, nous remarquons que :

1) Chez les *Muscicapa* (incluant *Pedilorhynchus* et *Artomyias*), les fréquences utilisées sont les mêmes, à peu de chose près, et sont tout aussi aiguës (6-9 KHz) en forêt primaire (y compris bord de l'eau) que dans les formations secondaires plus ouvertes. Les chants sont riches en modulations de fréquence. Seul *Artomyias* (en milieu secondaire) utilise des sifflets de 3-4 KHz pour la signalisation à distance.

2) Chez les *Myioparus* dont une espèce habite les formations ouvertes et l'autre la forêt, les chants de l'un sont fort réminiscents de ceux de l'autre, montants chez *plumbeus*, descendants chez *griseigularis*, et utilisant les mêmes fréquences centrées sur 3 KHz. L'un et l'autre emploient des signaux de même forme (faible modulation de fréquence pour les chants, alternance de courts sons sifflés pour les cris).

3) Chez les *Fraseria*, *ocreata* se caractérise par une gamme de fréquences étendue, avec cependant un pic entre 3 et 5 KHz ; toutefois, ses cris (et notes de certains chants) sont multi-impulsionnels. Les notes de son « chant de *Turdus* » sont centrées sur des fréquences de 3 à 5 KHz et présentent des modulations de fréquence d'amplitude réduite. *F. cinerascens* émet des notes longues et de fréquence peu variable mais relativement élevée (6-8 KHz).

4) *Stizorhina* emploie essentiellement des fréquences comprises entre 3 et 5 KHz, les modulant fortement pour la signalisation territoriale mais peu (notes très sifflées) pour la reconnaissance individuelle.

Il est dommage que nous ne possédions pas de données quantitatives sur l'intensité de ces vocalisations. Quelque peu subjectivement, nous dirons que seuls les cris territoriaux de *Muscicapa sethsmithi* et d'*Artomyias* sont émis avec force, comme le sont les chants territoriaux des *Myioparus*, de *Stizorhina* et des *Fraseria* (à une oreille humaine, ceux de *F. cinerascens* ne paraissent pas aussi puissants qu'ils le sont parce que très aigus). Ces émissions sonores que nous venons de citer sont toutes des signaux à longue distance. En revanche, les chants des *Muscicapa* (*s. l.*) ne portent guère et, de fait, sont utilisés dans les rapports interindividuels à courte distance.

Chappuis (1971) et Morton (1975) ont montré que les oiseaux forestiers émettent des sons faiblement modulés, plus purs (sans double modulation de fréquence), préférentiellement dans une gamme entre 1 et 3 KHz et que, pour des raisons de meilleure transmission dans le milieu forestier, les fréquences qu'ils utilisent sont abaissées par rapport à celles de leurs équivalents des habitats ouverts. Force est de reconnaître que les *Muscicapa* (*s. l.*) et *F. cinerascens* ne respectent pas la « règle ». Toutefois, il n'est pas impossible, mais cela reste à vérifier, que ces sons aigus circulent dans des bandes de

Source : MNHN, Paris

fréquences non occupées par les insectes (ceci est particuliérement vrai pour *F. cinerascens*). Par ailleurs, les importantes modulations de fréquence des chants de *Muscicapa* jouent en ce sens qu'elles donnent une forme acoustique aux signaux. Elles les font ainsi ressortir dans une ambiance composée par une trés large gamme de fréquences caractérisée par l'accolement de multiples spectres étroits correspondant aux stridulations des insectes et à beaucoup de chants d'oiseaux qui répondent aux critéres de CHAPPUIS et MORTON.

Il est de fait que, de par leurs vocalisations et par comparaison avec les Platysteirinae et les Monarchinae (ERARD, en préparation), les Muscicapinae du genre *Muscicapa* (*s. l.*) n'apparaissent pas comme des oiseaux de forêt. Toutefois, il faudrait expérimenter pour en être sûr. On remarquera d'ailleurs que, chez *Stizorhina fraseri*, il existe une gradation dans les signaux territoriaux, la double modulation de fréquence augmentant avec le niveau d'agressivité exprimé par le signal ; en revanche, chez cette espéce les vocalisations á courte distance (reconnaissance individuelle) correspondent mieux aux critères de CHAPPUIS et MORTON. Chez cette espèce aussi, une expérimentation serait utile pour examiner si une signalisation á longue distance ne nécessiterait pas une « forme » du signal plutôt qu'une fréquence particulière. En ce qui concerne *Muscicapa sethsmithi*, on pourrait penser que la petite taille de l'oiseau justifie á elle seule l'émission dans les aigus (BERGMANN, 1976 ; BOWMAN, 1979 ; WALLSCHLÄGER, 1980), mais cela ne joue pas pour les autres.

Si on considére les habitats qu'ils se choisissent á l'intérieur de la forêt, *Muscicapa sethsmithi* (dans les chablis et les sous-bois trés clairs), *M. olivascens* (dans les trouées de la voûte) et *M. cassini* (en lisiére, au bord de l'eau) apparaissent plutôt comme des oiseaux des milieux ouverts parvenant á répondre, en forêt, à leurs exigences écologiques.

PATTERNS ÉMERGEANT DES COMPARAISONS BASÉES SUR LES SYSTÈMES SOCIAUX

Nous avons déjá montré que la majorité des Muscicapinae du Nord-Est du Gabon sont territoriaux, vivant en couples monogames. Toutefois, chez certaines espèces, les unités sociales apparaissent fixes, constituées de maniére définitive, alors que chez d'autres, elles varient d'un cycle annuel à l'autre, voire au cours d'un même cycle annuel. *Artomyias fuliginosa* se distingue par le fait qu'il peut vivre en clans familiaux formés par des couples ou par des trios d'adultes accompagnés de jeunes. *Fraseria ocreata*, lui, est bien particulier en ce qu'il vit en groupes. Nous allons donc maintenant examiner les caractéristiques éco-éthologiques sur lesquelles reposent ces systémes d'organisation sociale pour tenter de comprendre pourquoi telle espéce adopte tel type d'organisation plutôt que tel autre.

CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES QUI CONSTITUENT DES COUPLES MONOGAMES

Nous avons déjà souligné que les couples apparaissent beaucoup plus stables en forêt primaire (bord de l'eau inclus) que dans les formations secondaires qui sont des milieux très changeants.

Dans les pages précédentes, nous avons décrit de nombreux comportements qui prouvent l'étroitesse des liens entre les partenaires des couples. Nous avons indiqué qu'ils nous ont semblé plus étroits chez les couples permanents que chez les couples à renouvellement : plus de contacts rapprochés, plus d'activités coordonnées (par exemple plus de synchronisation et de parallélisme dans les déplacements), plus de réactions contagieuses (tendances à répéter l'action que vient d'effectuer le partenaire), plus de communication acoustique pour maintenir un contact régulier. Nous avons montré les possibilités de reconnaissance individuelle á l'aide des vocalisations. Bien que cela reste à prouver de maniére expérimentale, il ne nous fait guère de doute qu'elles jouent un rôle important dans la cohé-

Source : MNHN, Paris

sion des couples, au même titre que les comportements rapprochés (voir aussi WILEY, 1976), souvent eux-mêmes accompagnés de chants de cour ou de vocalisations particulières (chants de reconnaissance de *Stizorhina fraseri*) après une séparation momentanée des partenaires ou un conflit territorial. Ces interactions entre les partenaires facilitent une certaine dynamique sociale constituée à court terme par la coordination spatio-temporelle de leurs activités et, à plus long terme, la synchronisation de leurs dispositions physiologiques à la reproduction (cf. aussi KUNKEL, 1974). À ce dernier niveau, les phonoréponses entre partenaires et les chants de cour prennent leur sens. En particulier, la variété des motifs utilisés par le mâle dans les chants de cour, variété qui peut se trouver accrue par la double tonalité, est susceptible de stimuler l'activité sexuelle de la femelle (cf. BROCKWAY (1965) et les expériences de KROODSMA, 1976).

Nourrissage de cour et rôle du mâle

Le nourrissage de cour (« courtship feeding » des anglo-saxons) est répandu chez les oiseaux (LACK, 1940 ; ANDREW, 1961). Après avoir été tenu pour un rituel en prélude à l'accouplement, ou comme un comportement qui maintient ou renforce les liens entre les partenaires, ou encore qui permet de coordonner l'activité sexuelle du mâle et celle de la femelle (MORLEY, 1949 ; HINDE, 1964), il a été reconsidéré à la lumière d'observations montrant que l'apport alimentaire du mâle à la femelle n'était pas négligeable et pouvait aider cette dernière à former ses œufs sans épuiser ses propres réserves (VON HAARTMAN, 1958 ; CURIO, 1959 ; CULLEN & ASHMOLE, 1963 ; ROYAMA, 1966 ; BROWN, 1967 ; KREBS, 1970 ; NISBET, 1973 ; TASKER & MILLS, 1981). Les observations que nous avons recueillies sur les espèces pour lesquelles nous avons été en mesure d'étudier le phénomène, montrent à l'évidence que l'apport alimentaire est conséquent et que le mâle fournit ainsi un complément énergétique substantiel à la femelle avant la ponte et durant l'incubation. Ceci est surtout vrai pour les chasseurs à l'affût comme *Muscicapa cassini* et *M. sethsmithi*. En revanche, cet apport alimentaire paraît plus réduit chez *Stizorhina fraseri* et *F. cinerascens* qui, rappelons-le, sont des espèces qui occupent des territoires relativement petits, non seulement par rapport aux autres gobe-mouches (ERARD, 1987), mais aussi par rapport à bon nombre des oiseaux de la zone étudiée (BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation). Autrement dit, le facteur nourriture paraît important pour la biologie de la reproduction des Muscicapinae. On peut aussi tirer argument dans ce sens des remarquables échanges de postes de chasse observés chez *M. sethsmithi*, le mâle cédant toujours les meilleurs emplacements à la femelle (cf. fig. 36).

Cette remarque sur les nourrissages de cour nous amène au rôle joué par le mâle durant la reproduction. Ce dernier a donc, au moins chez certaines espèces, une fonction alimentaire importante (qui n'est pas que prépositale puisqu'elle s'étend à la période d'incubation). Chez tous les Muscicapinae monogames étudiés, il ne participe pas à la couvaison mais exerce une surveillance du nid et de ses environs, manifestement pour prévenir toute arrivée de prédateur potentiel, tout en assurant la défense territoriale. À ce propos, on remarquera que les intrusions d'individus étrangers sont très rares chez les *Muscicapa* (*s. l.*) et les *Myioparus* ; elles sont toutefois un peu plus fréquentes chez *Muscicapa caerulescens*, oiseau des formations secondaires. Chez *Stizorhina fraseri* et *Fraseria cinerascens*, les contacts entre les tenants de territoires et leurs voisins (auxquels s'ajoutent quelques éléments allochtones) sont relativement fréquents, ne serait-ce qu'en raison de la relative petitesse de leurs territoires ; toutefois, les transgressions de limites territoriales demeurent rares. Nous préciserons ici n'avoir jamais observé de renforcement de la « surveillance » de la femelle par le mâle (« mate guarding » des anglophones) au moment de la reproduction autre qu'un resserrement des liens entre les partenaires (autant femelle recherchant le voisinage du mâle que l'inverse). Les relations mâle-femelle nous ont toujours paru appuyées sur la facilitation de l'accès à la nourriture et sur la défense contre les prédateurs. Jamais nous n'avons ressenti la nécessité d'interpréter nos observations de mâle près de la femelle par une assurance de la paternité ou une protection contre les risques de copulations extérieures au couple (« extra-pair copulations »), sujet dont débat une littérature croissante, découlant de la théorie de l' « investissement parental » de TRIVERS (1972) (*e. g.* BEECHER & BEECHER, 1979 ; FORD, 1983 ; MÖLLER, 1985 ; BJÖRKLUND & WESTMAN, 1986 ; ALATALO, GOTTLANDER & LUND-

Source : MNHN, Paris

BERG, 1987). Dans le même ordre d'idées, BARASH (1975) a suggéré que l'augmentation de l'intensité de la défense de la nichée par les parents, de la ponte á l'envol des jeunes, souvent observée (cf. références *in* KNIGHT & TEMPLE, 1986), serait optimisée car cet accroissement pourrait réduire la probabilité de survie des adultes et celle, pour ces derniers, de produire d'autres jeunes (voir aussi le modèle d'ANDERSSON, WIKLUND & RUNDGREN, 1980). Nous avons effectivement observé ce phénoméne à propos des réactions de *Fraseria cinerascens* à l'égard d'un Grand-duc empaillé. Notons que nous avons toujours pris soin de ne tester que des couples dont nous venions de découvrir le nid, ou que nous n'avions guére dérangés auparavant, de sorte que l'argument d'un enhardissement des adultes consécutif aux visites de l'observateur (KNIGHT & TEMPLE, 1986) ne tient pas, dans notre cas du moins. Un raisonnement anthropomorphique conduit à reconnaître qu'une nichée représente un plus grand investissement parental qu'une ponte. Toutefois, plus simplement, nous pensons que, davantage que des œufs, des jeunes stimulent les parents á exprimer un comportement de défense dont l'intensité croît avec le développement des oisillons. Dans le cas présent, un biais peut cependant avoir été introduit par le fait que la probabilité qu'un Grand-duc de Fraser représente un danger pour les œufs est bien faible comparativement aux risques de prédation de la nichée. De plus il s'agit d'un rapace nocturne, généralement inactif de jour. Ce genre d'expérience serait plutôt á effectuer avec un reptile ou un mammifére. Ces remarques soulignent la difficulté de contrôler tous les paramétres lors d'expériences *in natura*.

Monogamie permanente

Nous sommes aussi amenés á considérer deux questions : pourquoi des systémes d'appariements définitifs (ou du moins permanents et prolongés) ? et pourquoi des couples monogames ?

Diverses réponses ont déjà été proposées á la première question, notamment par BURLEY (1980), ROWLEY (1983) et FREED (1987).

Il a été avancé que si la grandeur de la ponte augmente avec l'âge des parents, il serait donc avantageux pour les partenaires des couples de rester associés en permanence. L'argument ne tient pas dans le cas des Muscicapinae, pas plus d'ailleurs que pour les Platysteirinae et les Monarchinae (ERARD, en préparation), ou même pour la majorité des espéces du Nord-Est du Gabon dont la ponte est fixée (cf. données *in* BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation).

Il a également été proposé que les taux d'éclosion et d'envol des jeunes varieraient avec l'âge des parents, lesquels resteraient ensemble pour maximiser leur reproduction. Ce peut être valable, en ce sens que des liens permanents entre les partenaires peuvent renforcer l'apprentissage social des conditions du milieu et des contraintes qu'elles exercent sur la reproduction, et en matiére de recherche alimentaire et de risques de prédation. Remarquons d'ailleurs à propos d'une nécessité d'apprentissage du milieu que les jeunes restent longtemps dépendants de leurs parents, comparativement à ce qui se passe dans les régions tempérées.

Cette argumentation vaut également pour justifier la troisiéme proposition selon laquelle les couples établis acquéreraient ainsi les meilleurs sites de nidification.

Une quatriéme réponse à la question de l'appariement prolongé est que les partenaires, ayant acquis une grande familiarité l'un envers l'autre, pourraient nicher plus précocément en saison. Si l'argument est valable dans les régions tempérées, oú les variations saisonnières des conditions de milieu sont trés contrastées, en zone équatoriale oú les fluctuations existent certes mais sont tamponnées, on peut de même penser que les partenaires, ayant mutuellement acquis une bonne connaissance des comportements individuels de chacun, possédent de plus grandes potentialités pour synchroniser plus parfaitement leurs cycles reproducteurs, afin de répondre plus efficacement aux conditions du milieu favorables á la nidification quand elles se présentent. Ceci sera d'autant plus important que les ressources du milieu ne seront pas réparties uniformément et présenteront un certain degré d'imprévisibilité spatio-temporelle (il pourrait en aller ainsi pour les *Muscicapa* et les chasseurs aériens).

Une autre proposition est que les couples pourraient ainsi maximiser leur production en débutant une ponte quand la précédente nichée n'est pas encore émancipée. Nous n'avons rien observé de semblable chez les Muscicapinae que nous avons étudiés.

Source : MNHN, Paris

FREED (1987), reprenant un argument de RICKLEFS (1980), considère que des contraintes imposées par l'environnement pourraient déterminer les couples à demeurer constamment formés et monogames. En raison d'une saisonnalité moins sévére sous les tropiques qu'en zone tempérée, les populations ne fluctueraient guére, de sorte que, pour les espèces territoriales, les habitats convenables seraient saturés, ou presque, durant toute l'année. Ainsi les coûts d'un changement de territoire et/ou de partenaire seraient plus élevés que ceux liés á la conservation du territoire et du partenaire actuels. Ceci implique aussi que le milieu soit relativement stable. L'hypothése pourrait donc s'appliquer aux espéces de la forêt primaire dont les unités sociales sont plus stables que celles des oiseaux des formations secondaires (en dehors des écotones stabilisés prés des villages où se rencontrent des couples permanents comme ceux de *Platysteira cyanea* (ERARD, en préparation) et aussi en dehors des tout derniers stades de la reconstitution forestiére postculturale, á évolution lente, que recolonisent les espèces de la forêt primaire, BROSSET & ERARD, 1986 et en préparation), dont les membres ont une survie importante (cf. *supra*). La contrainte exercée par la grande saison séche, qui pourrait être une saison où les couples se dissocieraient et la territorialité s'estomperait ou disparaîtrait (mais il n'en est rien), paraît être surmontée par le jeu d'une exploitation des ressources du milieu «coordonnée» entre les espéces du peuplement avien (sauf les Muscicapinae morphologiquement adaptés á chasser á l'affût des proies mobiles ou ceux qui, comme *F. cinerascens*, occupent de petits territoires dans un milieu particulier qui ne leur permet pas de tirer avantage de ces groupements plurispécifiques, cf. ERARD, 1987) á la faveur des rondes d'insectivores qui sont de régle á cette saison (cf. les taux de fréquentation *in* ERARD, 1987). Sous cette hypothèse, les rondes joueraient donc, en plus des avantages alimentaires qu'elles procurent aux participants (ERARD, 1987), un rôle social très important en permettant aux unités sociales de maintenir leur intégrité, en conservant, et même renforçant, tant les liens entre les partenaires (adultes et jeunes) que les limites territoriales optimales. De plus, cette saison séche pourrait bien être celle oú les taux de mortalité sont les plus élevés (cela reste toutefois á vérifier), d'oú de plus fortes probabilités de territoires libérés et de partenaires devenant disponibles. Les rondes faciliteraient donc la détection de ces vacances et l'installation dans la population nicheuse des individus non cantonnés et/ou non appariés (les « floaters » de SMITH, 1978).

Quant á la question relative au pourquoi de la monogamie, il est difficile d'y répondre. Il est certain que, chez les oiseaux, l'oviparité et l'homéothermie ont nécessité la mise en place de comportements parentaux d'autant plus élaborés et requérant la participation d'individus des deux sexes que le développement des jeunes est de type nidicole. Toutefois, étant donné leur diversité chez les oiseaux, même chez les nidicoles, il est évident que de multiples facteurs contrôlent les systémes matrimoniaux.

Divers auteurs se sont intéressés au probléme de l'évolution des systèmes d'appariement chez les oiseaux (cf. WILSON, 1975 ; WITTENBERGER & TILSON, 1980 ; ORING, 1982 ; FORD, 1983 ; FITCH & SHUGART, 1984 ; HEISLER, 1984, 1985 ; LOTT, 1984 ; MURRAY, Jr, 1984 ; VEHRENCAMP & BRADBURY, 1984 ; WOOTON, BOLLINGER & HIBBARD, 1986 ; LYON, MONTGOMERIE & HAMILTON, 1987 ; WINKLER, 1987), mais sous un angle souvent trop théorique car faisant largement appel á des considérations sur les coûts et bénéfices en matiére d'aptitude darwinienne (fitness), difficilement mesurables (cf. les commentaires de VEHRENCAMP & BRADBURY (1984 : 258) qui, dans une boutade, vont jusqu'á écrire : « No one has ever performed the kind of analysis proposed above. Perhaps, in fact, no one will ever and it is at best only a mental masturbation »).

De plus, comme le fait également remarquer LOTT (1984), ces divers travaux s'appuient trés souvent sur la prémisse sociobiologique, contestable, selon laquelle tout systéme social spécifique serait fixé par sélection naturelle.

WITTENBERGER & TILSON (1980) ont émis cinq hypothéses pour expliquer l'apparition de la monogamie : 1) quand la femelle ne peut élever ses jeunes sans le mâle (cf. aussi CROOK, 1965 ; LACK, 1968) ; 2) quand, chez une espèce territoriale, l'appariement avec un mâle célibataire est plus bénéfique que celui avec un mâle apparié (modéle du seuil de polygynie de VERNER, 1964 ; VERNER & WILLSON, 1968 ; ORIANS, 1969), l'assistance parentale du mâle serait importante mais pas indispensable à la femelle ; 3) quand la majorité des mâles peuvent se reproduire plus

Source : MNHN, Paris

efficacement en se réservant l'accés exclusif á une seule femelle, surtout quand le sex-ratio est en faveur des mâles ; 4) quand, lorsque le seuil de polygamie est dépassé, les femelles appariées empêchent, notamment par leur agressivité, les mâles d'obtenir d'autres femelles ; 5) quand les mâles ont un succés reproducteur moindre avec deux femelles qu'avec une seule (cf. TRIVERS, 1972).

Certaines de ces hypothèses pourraient s'appliquer aux Muscicapinae en ce sens que les tâches parentales du mâle sont trés importantes, notamment chez les espèces oú le nourrissage de cour est particulièrement conséquent, suggérant un effort physiologique intense de la part de la femelle qui nécessiterait la coopération alimentaire du mâle pour récupérer et éviter la péjoration de ses conditions physiques. Les sites de nid, notamment les cavités, peuvent être en nombre limité et, de ce fait, le rôle territorial du mâle devient important pour la femelle (cf. les observations de VAN TYNE (1929), SKUTCH (1971) et BOURNE (1984) sur les toucans). Les échanges de cris entre les partenaires peuvent également renforcer la proclamation territoriale et ainsi rendre plus efficace la défense du canton.

Ces hypothéses, basées sur des rapports coûts/bénéfices posent le problème de la « monnaie » á employer, c'est-à-dire de l'unité de mesure des divers paramètres nécessaires pour procéder á des tests rigoureux. Explicitement ou implicitement, le probléme est toujours de définir et de mesurer la « fitness » (cf. GRAFEN, 1984 ; VEHRENCAMP & BRADBURY, 1984). Il faut aussi tenir compte du fait que les conditions de milieu, notamment l'abondance et la répartition des ressources alimentaires (souvent évoquées dans les explications de la polygamie) influent sur les systèmes d'organisation sociale, de même que les paramètres de structure et de cinétique démographique de la population (cf. MURRAY, Jr, 1984) et vraisemblablement aussi l'apprentissage social des jeunes (par imprégnation, imitation, voire conditionnement), malheureusement, il n'est pas facile d'obtenir ces informations en milieu tropical, ni même ailleurs.

LE CAS D'*ARTOMYIAS FULIGINOSA* : POLYGAMIE *VERSUS* REPRODUCTION DIFFÉRÉE

Ainsi que nous l'avons signalé plus haut, sí les unités sociales sont constituées pour moitié par des couples monogames, elles sont également formées pour moitié par des trios d'adultes. Toutefois, alors que chez les espéces monogames dont nous venons de traiter, les jeunes quittent leurs parents (et de fait ceux-ci les poussent à s'écarter d'eux quand ils ont acquis leur émancipation), chez *Artomyias* ils restent intégrés á l'unité sociale que l'on peut alors qualifier de clan familial. Il se manifeste donc ici un phénoméne de dispersion différée des jeunes.

Le second point important est celui des trios d'oiseaux adultes (du moins d'après les caractéristiques du plumage). Malheureusement, nous ne pouvons pas trancher entre les éléments d'une alternative. En effet, ces trios peuvent être, théoriquement, composés soit d'un couple monogame et d'un jeune né au cours d'un cycle annuel antérieur (au moins deux ans auparavant), soit d'un mâle ayant deux femelles (au vu du comportement des oiseaux, notamment territoriaux, nous ne pensons pas devoir retenir la possibilité de deux mâles et une femelle, à moins que le second mâle soit complètement inhibé par le premier). Dans le premier cas, il s'agirait de maturité différée et, dans le second, de polygamie. Notons au passage que si le troisiéme individu est un jeune au moins dans sa deuxième année, on peut alors se demander si les « couples » ne seraient pas en fait des oiseaux dont aucun jeune n'aurait survécu au-delá de 18 mois. Toutefois, bien qu'oiseau des formations secondaires, donc de milieux fluctuants et hétérogénes, *Artomyias fuliginosa* paraît constituer des unités sociales stables et permanentes. Les jeunes (oiseaux en plumage juvénile ou qui présentent encore des taches claires aux couvertures alaires) semblent (n'en ayant pas bagué, nous ne pouvons l'affirmer) demeurer avec leurs parents au moins jusqu'á l'apoque de la mue qui leur fera prendre le plumage adulte, c'est-á-dire qu'ils resteraient associés á leurs parents au moins jusqu'á l'âge de 13 à 18 mois. Nous avons en effet toujours retrouvé, à chacun de nos séjours, les « mêmes » paires ou trios d'adultes dans les mêmes « secteurs », accompagnés par exemple par des juvéniles lors de l'un de nos

Source : MNHN, Paris

séjours, puis par des immatures quelques mois plus tard. Si les territoires demeuraient apparemment inchangés quant à leur surface, en revanche ils ne restaient pas toujours (bien que cela soit arrivé) centrés exactement sur les mêmes endroits. Des changements s'observaient en effet dans leur distribution, mais ils nous ont toujours paru de faible amplitude et cela qu'il s'agisse de couples ou de trios.

Ainsi que nous l'avons souligné plus haut, les liens entre les partenaires s'avérent trés étroits. Il existe entre eux un système de communication acoustique et visuel, les battements des rectrices. Par ailleurs, contrairement aux autres espéces du genre *Muscicapa* associées aux formations secondaires et dont les cantonnements apparaissent plus labiles, celle-ci possède des signaux territoriaux à longue portée, qui permettent l'espacement des unités sociales.

Nous rappellerons ici que tous les individus (adultes et jeunes) participent á la reproduction : construction du nid et/ou élevage de la nichée.

Donc, cette stabilité apparente des couples et des trios d'adultes, jointe á une forte cohésion sociale, irait dans le sens de la polygamie. Néanmoins, faute d'avoir marqué individuellement les partenaires, nous ne pouvons pas éliminer la possibilité que, au moins dans certains cas, des jeunes restent plus de 18 mois avec leurs parents.

Nous signalerons que, contrairement aux Muscicapinae monogames, nous n'avons jamais observé d'*Artomyias fuliginosa* isolé : ni juvénile, ni immature, ni adulte. Cela signifie-t-il que la dispersion des jeunes, quand ils acquièrent leur maturité sexuelle, serait limitée d'une part par la mortalité qui serait forte dans les premières années, peu d'oiseaux atteignant l'âge de la reproduction (il faudrait alors que la survie des adultes soit trés forte) et, d'autre part, spatialement : les jeunes, ne bénéficiant pas des « vides » laissés par la mortalité dans la population locale des adultes, resteraient avec les parents, constituant un surplus d'adultes fixés ?

Autrement dit, dans la population les individus pourraient être soumis aux deux phénoménes conjugués de faible dispersion et de reproduction différée, ainsi qu'á la polygamie. Toutefois, en l'absence de marquage individuel et de laparotomie (pour identifier les sexes chez cette espéce monomorphique), il serait vain de spéculer davantage sur la structure des unités sociales.

Des relations ont été mises en évidence entre les systémes sociaux et les conditions du milieu, notamment les types, les abondances et les distributions des ressources alimentaires, et aussi l'hétérogénéité de l'habitat (Crook, 1964, 1965 ; Emlen & Oring, 1977 ; Wittenberger, 1979 ; références *in* Oring, 1982 ; Lott, 1984 ; Vehrencamp & Bradbury, 1984).

Peut-on expliquer le cas d'*Artomyias fuliginosa* ? Nous remarquerons que si, dans les formations secondaires, le milieu en dessous de 20 m se transforme rapidement, en revanche l'habitat fréquenté par *Artomyias* montre une évolution relativement lente puisque l'espéce n'occupe que les plus bautes couches de la végétation, notamment les houppiers des plus grands arbres, lesquels, derniers témoins de la forêt qui a été défrichée, ont une distribution trés dispersée. Celle-ci est fonction des choix opérés par les agriculteurs qui peuvent vouloir préserver un couvert, ou conserver des espéces particulières qui leur sont utiles, ou parce que les moyens mécaniques dont ils disposent ne leur permettent pas d'abattre ces arbres qui, écorcés et brûlés, meurent lentement sur pied. On peut penser que cette répartition de la haute végétation joue sur la distribution des insectes et sur celle des postes d'affût. Ceci fait donc suspecter une répartition aléatoire de petites taches (fort vraisemblablement éphéméres) de ressources dont l'exploitation justifierait de grands territoires pour que les oiseaux, sédentaires, puissent couvrir le cycle annuel. Les unités sociales satureraient ou presque le milieu, ce qui limiterait la dispersion des jeunes, lesquels resteraient longtemps avec les adultes avant de se reproduire en occupant les places laissées vacantes par les adultes et/ou en « acceptant » la polygamie. Le milieu serait d'autant plus saturé que l'ouverture de la forêt, par le développement des cultures traditionnelles (en région de Makokou, il n'y a pas d'exploitation forestiére) ne se fait que lentement et par petites surfaces. De la sorte, il n'existe pas ou très peu d'habitats marginaux pour l'espéce. La cohésion sociale serait donc avantageuse pour les jeunes en leur permettant de rester sur le territoire des adultes sans encourir les risques d'éviction en devenant errants ; elle serait aussi avantageuse pour les adultes qui recevraient une aide à la reproduction de la part

Source : MNHN, Paris

de leurs jeunes qui, de plus, bénéficieraient d'un long apprentissage social du milieu et des conditions de la nidification. Évidemment cela reste trés spéculatif mais ces idées rejoignent celles d'autres auteurs que nous allons maintenant évoquer.

Reproduction coopérative

Il demeure en effet un point important que nous voudrions discuter ici. Il s'agit du comportement d'aide á la reproduction que montrent les individus surnuméraires dans les unités sociales. Dans le cas présent, ces oiseaux sont des jeunes et peut-être aussi des adultes, dans la mesure où le troisiéme adulte des trios ne participe pas directement — par ses gamétes — á la reproduction de l'unité sociale.

Une volumineuse littérature traite de la reproduction coopérative (cf. BROWN, 1974, 1978 ; DOW, 1980 ; EMLEN, 1978, 1982a, 1982b, 1984 ; EMLEN & VEHRENCAMP, 1983 ; FRY, 1972 ; GASTON, 1978a ; GRIMES, 1976 ; JAMIESON & CRAIG, 1987 ; LIGON, 1983 ; LIGON & LIGON, 1978a, 1982 ; RICKLEFS, 1974 ; ROWLEY, 1976 ; STACEY & KOENIG, 1984 ; WOOLFENDEN, 1976 ; ZAHAVI, 1976).

Le probléme est d'expliquer pourquoi, dans une espéce donnée, des individus nourrissent des jeunes dont ils ne sont pas les parents directs, c'est-á-dire qu'ils aident des adultes à produire des jeunes dont eux ne sont pas les géniteurs. Ce comportement est généralement considéré comme adaptatif, donc soumis à la sélection naturelle. Chez beaucoup d'espéces (mais pas chez toutes) les groupes sociaux sont des unités familiales dont les jeunes restent sur le territoire natal, parce que leur dispersion et/ou leur nidification seraient empêchées par des contraintes socio-écologiques comme les changements irréguliers de la capacité biologique du milieu (EMLEN & VEHRENCAMP, 1983), ou le manque de partenaires (ROWLEY, 1965 ; DOW, 1977 ; REYER, 1980 ; EMLEN, 1984), ou un faible taux de vacances de territoires (*e. g.* SELANDER, 1964 ; RIDPATH, 1972 ; STACEY, 1979 ; TRAIL, 1980 ; EMLEN, 1984), ou autres facteurs (cf. BROWN, 1969, 1974 ; EMLEN, 1978, 1982a, 1984 ; GASTON, 1978a ; KOENIG & PITELKA, 1981 ; ZACK & LIGON, 1985a ; AUSTAD & RABENOLD, 1986 ; ZACK, 1986 ; MEDVIN, BEECHER & ANDELMAN, 1987). Une fois les groupes familiaux constitués, les avantages en matière de « fitness » pour les nicheurs et les aides, ainsi que la sélection de parentéle suffiraient á expliquer le pourquoi de cette aide par des individus surnuméraires (cf. BROWN, 1978 ; EMLEN, 1978, 1982a ; LENNARTZ, HOOPER & HARLOW, 1987). Les aides agiraient ainsi pour diverses raisons : parce que les nicheurs n'accepteraient sur le territoire que les individus qui les aident (*e. g.* BROWN, 1969 ; GASTON, 1978a), parce qu'ils gagneraient ainsi une expérience de la reproduction et parce que, par réciprocité, ils éléveraient des indivíduus qui pourraient ensuite les aíder (cf. BROWN, 1975 ; WOOLFENDEN, 1975 ; GASTON, 1978b ; LIGON & LIGON, 1983 ; RAITT, WINTERSTEIN & HARDY, 1984 ; WILEY & RABENOLD, 1984), ou parce que ce serait pour « payer un droit » d'accés aux ressources et d'acquisition du statut de reproducteur (cf. BROWN, 1969 ; GASTON, 1978a ; KOENIG & PITELKA, 1981 ; RAITT, WINTERSTEIN & HARDY, 1984). Cette aide bénéficierait aux reproducteurs en accroissant le succés de la reproduction et/ou de la défense contre les prédateurs (GASTON, 1978a ; BROWN & BROWN, 1981 ; BROWN *et al.*, 1982 ; KOENIG, 1981a ; HUNTER, 1985 ; AUSTAD & RABENOLD, 1986 ; GAYOU, 1986), en augmentant la survie des adultes et des jeunes (WOOLFENDEN, 1975, 1981 ; STALLCUP & WOOLFENDEN, 1978 ; EMLEN, 1981 ; ROWLEY, 1981 ; BROWN & BROWN, 1982 ; ZACK & LIGON, 1985b ; AUSTAD & RABENOLD, 1986 ; HUNTER, 1987), en réduisant les dépenses énergétiques des adultes liées à la fréquence des nourrissages (BROWN, 1972 ; EMLEN, 1981, 1984 ; TIDEMAN, 1986).

Toutefois, cette appréciation des avantages s'appuie sur des corrélations qui peuvent apparaître parce que les variables considérées dépendent d'une troisiéme non prise en compte. Ainsi, si des corrélations positives ont souvent été établies entre la taille des groupes et le succés de la reproduction, il a aussi été montré que le succés reproducteur varie avec la qualité du territoire (cf. GASTON, 1978b ; BROWN & BROWN, 1981 ; KOENIG, 1981 ; HUNTER, 1985 ; ZACK & LIGON, 1985b), qu'il existe des corrélations entre la taille des groupes et celle des territoires (cf. RIDPATH, 1972 ; PARRY 1973 ; MACROBERTS & MACROBERTS, 1976 ; WOOLFENDEN & FITZPATRICK, 1978 ; BROWN *et al.*, 1982) et la qualité de ceux-ci (cf. BROWN & BALDA, 1977 ; ZACK & LIGON, 1985b). Un autre probléme posé par ces estimations de coûts et bénéfices est qu'elles ne peuvent concerner, au mieux, que les conditions

Source : MNHN, Paris

qui président au maintien du fonctionnement du système et qui ne sont pas forcément celles qui ont déterminé et/ou contrôlé son évolution. De plus, font défaut les données sur la cinétique démographique des populations étudiées qui permettraient de définir la dynamique interne de ce système et de mettre en évidence d'autres types de relations avec le milieu.

On peut certes intégrer le cas d'*Artomyias fuliginosa* dans ce cadre conceptuel, notamment pour expliquer par des facteurs écologiques pourquoi les jeunes seraient amenés à ne pas se disperser et à rester avec leurs parents sur le territoire natal. En revanche, on peut se demander si le comportement d'aide à la reproduction est réellement soumis à la sélection naturelle. Il existe en effet de nombreux cas d'oiseaux nourrissant des individus d'une autre espèce (ERARD & ARMANI, 1986 ; voir aussi les références *in* SHY (1982), auxquelles on pourrait en ajouter bien d'autres), voire même un poisson rouge (WELTY, 1975). Ces données sont généralement considérées comme des aberrations comportementales. Or, comme le font remarquer JAMIESON & CRAIG (1987), le comportement n'est pas anormal, c'est le contexte qui est inhabituel. Ces auteurs notent aussi que l'expression de ce comportement de nourrissage ne requiert pas de conditions particulières hormonales (c'est plutôt l'inverse, un comportement associé à certains stimuli induit la sécrétion hormonale) ou de reproduction (sauf chez les pigeons), mais une exposition à un stimulus déclencheur (cf. aussi EISNER, 1960). Pour eux, le comportement d'aide au nourrissage serait une réponse plastique et induite par des conditions d'environnement, en l'occurrence le fait que ces individus auraient de fortes probabilités de se trouver en présence de jeunes des reproducteurs auxquels ils sont associés. Donc, JAMIESON & CRAIG (1987) considèrent que les conditions du milieu détermineraient le type d'organisation sociale dont l'aide au nourrissage serait une conséquence, non pas une cause. Ils voient donc la reproduction communautaire comme « an adaptive, behavioral response of an *unaltered* genotype to a persistent environmental condition » (JAMIESON & CRAIG, 1987 : 90). Pour eux, le nourrissage des jeunes par les membres du groupe serait maintenu par le même processus de stimulus-réponse qui pousse les parents à nourrir leurs jeunes ou les espèces-hôtes à nourrir les jeunes parasites.

Nous ne sommes évidemment pas en mesure de discuter dans le détail le cas d'*Artomyias fuliginosa*, mais nous pensons que, plutôt que de continuer à spéculer sur des modèles, souvent trop simplifiés et faisant intervenir des estimations peu réalistes de l' « inclusive fitness », il serait plus utile d'étudier le fonctionnement démographique des populations et les conditions écologiques contrôlant la distribution des unités sociales et la dispersion des individus. Il conviendrait surtout de mesurer les ressources ainsi que les variations de leurs abondances et de leur répartition, mais en analysant leur accessibilité aux oiseaux étudiés en fonction des impératifs morphologiques et éthologiques de ces derniers. En d'autres termes, il conviendrait d'obtenir une image de la disponibilité des ressources telle que l'oiseau la perçoit et non pas comme l'observateur l'estime.

LE CAS DE *FRASERIA OCREATA* : LA VIE EN GROUPE

L'organisation sociale de cette espèce correspond en partie à celle d'*Artomyias fuliginosa* en ce sens que l'on observe des paires et, plus rarement, des trios d'adultes accompagnés de jeunes individus, de première et/ou de seconde année. Toutefois, dans 80 % des cas, ces unités sociales se regroupent pour en constituer une autre, plus grande, pouvant compter une quinzaine d'individus. Comme nous l'avons montré, chacune de ces unités possède un territoire que défendent tous les membres du groupe. Ceux-ci participent aussi, de manière communautaire, à la construction du nid, à l'alimentation de la couveuse et à l'élevage des jeunes. Bien que les pontes comptent fréquemment trois œufs (non pas deux comme chez les autres Muscicapinae et bon nombre d'espèces forestières), nous ne savons pas si elles ne sont bien le fait que d'une seule femelle. Nous rappellerons aussi que les trios d'adultes nous ont paru aussi bien concerner un mâle et deux femelles que l'inverse. Toutefois, la reconnaissance ne fut effectuée qu'à partir de nuances de coloration du plumage alors que des laparotomies eussent été bien nécessaires

Source : MNHN, Paris

pour cette espéce dépourvue de dimorphisme sexuel tranché. On remarquera aussi que des trios peuvent rester isolés. La superficie des territoires augmente avec la taille des groupes (ERARD, 1987 : 166). Les liens entre les partenaires sociaux sont étroits et durables (l'espéce apparaît longévive) ; les signaux du systéme de communication acoustique sont graduels.

Si les considérations relatives au déterminisme écologique de l'organisation sociale d'*Artomyias fuliginosa* peuvent s'appliquer également au cas de *Fraseria ocreata*, en revanche il convient de s'interroger sur le regroupement en un seul ensemble structuré de sous-groupes qui, chez *A. fuliginosa*, constitueraient des unités séparées.

Une abondante littérature traite du probléme des groupements inter et intraspécifiques (cf. références *in* ERARD, 1987 : 227-230). Toutefois, il s'agit essentiellement de travaux portant sur des groupements temporaires de chasse, ou d'associations permanentes, dont le plan d'organisation n'est pas du tout comparable à celui que l'on observe chez *F. ocreata*. Ces cas de grégarisme sont interprétés en termes d'avantages alimentaires (meilleure détection de sources de nourriture réparties en taches ; meilleure défense des ressources et efficacité dans l'exploitation de ressources épuisables) ou de défense contre les prédateurs (cf. entre autres, BUSKIRK, 1976 ; PULLIAM & CARACO, 1984 ; CLARK & MANGEL, 1986 ; ERARD, 1987).

Le cas de *Fraseria ocreata* pourrait s'expliquer par le raisonnement suivant. L'espéce, territoriale, saturerait (ou presque) son habitat (cf. ERARD, 1987 : fig. 63 et 73). Chaque unité sociale doit parcourir l'ensemble de son domaine pour la recherche alimentaire. Ceci doit considérablement limiter les possibilités d'existence d'une population flottante errante et la dispersion des individus immatures et des adultes non appariés, ou ne possédant pas de territoire.

Au vu de l'organisation sociale adoptée, on peut penser qu'il serait, en ce qui concerne l'exploitation des ressources, moins avantageux, au mieux autant, d'établir des couples sur des territoires plus petits que de constituer des groupes installés sur de plus grandes surfaces. Les jeunes auraient donc « intérêt » à demeurer avec les membres de l'unité sociale qui les a produits et avec lesquels ils ont établi des liens sociaux étroits et durables, plutôt que de vagabonder en étant systématiquement refoulés par les tenants des territoires sur lesquels ils empiéteraient. De fait, nous remarquerons ici que nous avons observé des individus quittant le groupe pour en rejoindre un autre, mais y revenant vite aprés avoir été houspillés ; notons aussi que, quand ils réintégraient leur groupe d'origine, ces oiseaux émettaient un cri particulier (que nous avons appelé plus haut « cri de bergeronnette ») qui paraissait être un signal de reconnaissance (d'ailleurs ce type de cri est également émis par le couveur rejoignant les autres membres du groupe).

Nous rappellerons aussi que, dans un groupe, le couple dominant varie selon les secteurs du territoire communautaire, lequel apparaît comme un ensemble de territoire de couples dont la territorialité ne s'exprime plus par une exclusion spatiale mais par une dominance sociale. Pour expliquer un tel pattern, on penserait que, pour cette espéce, la nourriture (ou du moins les ressources qui lui sont indispensables) apparaîtrait dispersée par taches qui fluctueraient de manière aléatoire, ou peu prévisible (*F. ocreata* consomme beaucoup de chenilles), de sorte que chaque couple ne pourrait pas s'individualiser et se fixer sur une territoire particulier sans risquer de se trouver, au gré des saisons, cantonné dans un secteur très défavorable pour lui. Plusieurs couples devraient donc se regrouper afin de disposer, ensemble, d'une surface telle que les ressources soient, au long du cycle annuel, suffisantes pour la totalité des membres du groupe, jeunes compris.

N'ayant jamais vu plusieurs nids en même temps sur un territoire donné, mais toujours un seul, nous pensons que la reproduction des diverses sous-unités pourrait être échelonnée au long du cycle annuel. De fait, bien que nous ne soyons pas restés sur place durant une année d'affilée, les observations effectuées au cours de nos séjours successifs (jeunes apparaissant dans les sous-unités) nous ont laissé entendre qu'il en allait bien ainsi. Cette variabilité temporelle de la reproduction des sous-unités pourrait s'expliquer par une absence de synchronisation des cycles pbysiologiques des couples à l'intérieur du groupe, chacun ayant son rythme propre. Nos observations des dates de reproduction ne suggérent pas qu'il en aille ainsi. Nous serions plutôt d'avis que les diverses unités nichent quand les conditions de milieu le leur permettent.

L'aide à la reproduction serait donc le fait des

Source : MNHN, Paris

sous-groupes ne se reproduisant pas mais qui, pour leurs besoins en matière d'exploitation des ressources, seraient associés au couple reproducteur. Ce comportement coopératif se maintiendrait par tradition sociale, faisant partie intégrante du jeu des mécanismes éthologiques de cohésion des unités, se développant et se renforçant par apprentissage social.

Les sous-groupes se constitueraient certes essentiellement à partir des cellules familiales, mais pas uniquement, des échanges pouvant avoir lieu à l'intérieur d'un même groupe, voire entre groupes différents. De plus, il ne serait pas impossible qu'à long terme des permutations de sous-groupes se produisent entre groupes voisins, en fonction des variations des conditions du milieu.

De même, on peut suspecter que le fonctionnement du système soit tel qu'un couple ne soit pas en mesure d'établir son propre territoire sans devoir s'adjoindre des aides pour, dans l'éventualité de changements des conditions du milieu, pouvoir s'intégrer à une autre unité, comme cela a été observé chez d'autres oiseaux (ZAHAVI, 1974 ; LIGON & LIGON, 1978b ; GASTON, 1978b ; KOENIG, 1981).

Cela reste bien sûr à vérifier, notamment en analysant les variations spatio-temporelles des ressources et leurs éventuelles répercussions sur la cohésion des groupes au long du cycle annuel et d'un cycle à l'autre. De même, l'utilisation de méthodes biochimiques (WREGE & EMLEN, 1987 ; WESTNEAT, FREDERICK & WILEY, 1987) autoriserait une approche plus objective du rôle effectivement joué dans la reproduction par chacun des divers adultes entrant dans la composition des groupes.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Dans la discussion qui précède, nous avons déjá dégagé un certain nombre de conclusions, tout en émettant des hypothéses, mais sur des problémes particuliers. Nous voudrions maintenant récapituler sous une forme condensée les caractéristiques éco-éthologiques du peuplement des Muscicapinae des régions forestières du Nord-Est du Gabon, en élargissant les conclusions que nous avons précédemment tirées (ERARD, 1987) sur l'organisation de ce peuplement.

Auparavant, nous attirerons l'attention sur le fait que les données que nous avons recueillies sont, dans leur grande majorité, les premiéres informations disponibles sur la biologie de ces espéces. C'est également la première fois qu'un peuplement d'oiseaux tropicaux est analysé de manière aussi détaillée. Cela est certes réjouissant et encourageant, mais incite á une grande prudence dans les conclusions. En effet, ces dernières sont limitées en portée par un certain nombre de contraintes imposées par : 1) la localisation de l'étude ; rien ne nous garantit que les patterns observés soient transposables á l'ensemble des populations de l'espèce ; néanmoins, nous avons toujours soigneusement pris soin de souligner les similitudes ou les différences, par rapport à d'autres régions, quand des informations étaient disponibles ; 2) par le fait que nous n'avons pas été en mesure de rester en permanence sur le terrain, de manière à couvrir plusieurs cycles annuels sans interruption ; la multiplicité des séjours répartis sur plusieurs années, jointe au fait qu'il nous fut possible de disposer entre temps d'informations par d'autres chercheurs, atténue l'effet de cette discontinuité temporelle ; 3) le manque d'éléments de comparaison : un seul travail par une seule personne reste empreint de subjectivité ; 4) la disparité des informations d'une espéce á l'autre, inhérente à tout travail basé sur une approche globale des problèmes dans les milieux tropicaux, et à plus forte raison dans les forêts sempervirentes.

Par rapport à leurs équivalents des régions tempérées, les Muscicapinae du Nord-Est du Gabon montrent une plus grande diversité de types morphologiques et éco-éthologiques. Leurs systèmes d'organisation sociale sont également plus complexes. Les éléments dont nous disposons, quoiqu'encore incomplets, soulignent une certaine variation intraspécifique. Dans l'ensemble, si les Muscicapinae tempérés sont démographiquement qualifiables de « stratèges r », ceux du Gabon sont plutôt « K », en ce sens que : 1) ils sont sédentaires ; 2) ils saturent le milieu ; 3) ils réalisent des unités sociales relativement stables et dont les membres établissent entre eux des liens particuliérement étroits, appuyés pour partie sur des systémes de communication, notamment acoustiques, diversifiés ; 4) leur fécondité est notablement faible, du moins leur fécondité instantanée car il conviendrait en fait de comparer les productions de couple/cycle annuel ; 5) leurs densités sont faibles mais relativement stables ; 6) leur longévité est assez forte, du moins chez les espéces de la grande forêt ; 7) leur reproduction est plus étalée dans le temps au cours du cycle annuel.

Les comparaisons, effectuées á divers niveaux (notamment en opposant les espéces de la forêt primaire á celles des formations végétales secondaires, et aussi en les comparant selon leur système d'organisation sociale), nous ont constamment conduíts á invoquer la variabilité de l'environnement comme facteur conditionnant l'évolution des populations et des stratégies adaptatives spécifiques. La saisonnalité climatique et la mosaïque pluridimensionnelle des habitats introduisent une hétérogénéité spatiotemporelle des conditions environnementales requises par chacune des espéces du peuplement pour satisfaire ses exigences biologiques fondamentales liées à la reproduction et á la maintenance (alimentation, mue,...). Toutefois, cette hétérogénéité n'apparaît pas perceptible aux

Source : MNHN, Paris

mêmes échelles, ni aux mêmes vitesses de modification, en forêt primaire et dans les formations secondaires. De la sorte, en dépit de la dynamique forestière (évolution des cbablis), la première présente un caractère de stabilité beaucoup plus marqué que les secondes, hautement fluctuantes dans les zones anthropisées et dans les premiers stades de la reconstitution forestière postculturale.

L'application de la théorie de la niche écologique aux espèces du peuplement de Muscicapinae nous a montré que si de nombreux arguments la supportent, et vont dans le sens d'un rôle important de la compétition dans la structuration de ce peuplement, d'autres incitent à rechercher des éléments d'alternative. En particulier, la prédation pourrait intervenir de façon à relâcher les pressions de compétition interspécifiques et de favoriser le partage, entre les espèces, des ressources et de l'espace, d'autant plus que ce dernier sera structuralement hétérogène (cf. BLONDEL, 1986). Toutefois, force est de reconnaître (cf. ERARD, 1988b) que l'on ne connaît pas grand chose de la prédation, particulièrement celle exercée sur les individus adultes. Certes les nids sont frappés par des taux de destruction importants, mais on comprend mal pourquoi les espèces n'ont pas été amenées à effectuer davantage de pontes de remplacement, en tirant avantage de l'étalement de la période de reproduction et en accroissant le nombre d'œufs par ponte. Le problème n'est sans aucun doute pas aussi simple car les prédateurs ne sont probablement pas des spécialistes mais plutôt des opportunistes, capables éventuellement de développer des images de recherche en fonction de la densité de nids similaires. Cela reste à étudier au niveau des nids, de l'ensemble de l'avifaune, présents à un instant donné. Un autre argument, n'allant pas dans le sens d'un rôle important de la prédation sur les nids, est le regroupement simultané de nids de diverses espèces sur des secteurs de petites surfaces (EVE, 1989 ; BROSSET & ERARD, en préparation). Ces nids concernent généralement des espèces qui participent ensemble aux rondes d'insectivores et, souvent, ils subissent en même temps la visite des prédateurs, lesquels paraissent d'ailleurs plus prospecter des sites particuliers que rechercher des types de nids donnés (BROSSET, 1974).

Un autre point à envisager quant à la structuration des peuplements est le rôle éventuel des « catastrophes », événements aléatoires ayant un impact important et brutal sur les populations d'une espèce donnée, voire de toutes les espèces du peuplement. Dans le cas présent, il pourrait s'agir de phénomènes météorologiques (violentes tornades) ou climatiques (par exemple grande saison sèche pluvieuse). Dans le Nord-Est du Gabon, les tornades se produisent classiquement en mars, lors du retour des pluies après la petite saison sèche et leur effet, même quand il est important, est imprévisible, n'apparaît que très localisé et contribue surtout à accroître l'hétérogénéité des formations secondaires (action particulièrement nette sur les peuplements de Parasoliers *Musanga cecropioides*). En revanche, les variations de la saisonnalité climatique peuvent être importantes et influer directement et/ou indirectement (par la nourriture) sur la cinétique des populations, en modifiant les époques de reproduction (en 1981, plusieurs espèces nichèrent de manière tout à fait inhabituelle durant la grande saison sèche ; en 1985, durant la petite saison sèche, il n'y eut qu'une très faible reproduction et les oiseaux ne s'étaient manifestement pas reproduits depuis au moins la petite saison sèche précédente).

Un autre facteur à considérer, mais sur lequel nous ne disposons d'aucun renseignement précis, est la part des divers endo- et ectoparasites, et agents pathogènes, dans la variabilité des taux de mortalité des adultes et des jeunes, et donc leur contribution éventuelle au maintien des populations à des niveaux de densité relativement bas.

Cette remarque sur les faibles densités nous ramène aux problèmes de répartition et d'abondance des ressources dans le milieu. En effet, nos Muscicapinae sont territoriaux alors que sous de telles densités, ils pourraient fort bien ne pas l'être, notamment les espèces qui se fixent sur de petites surfaces (ex. *Muscicapa*) ; manifestement, ils défendent des ressources limitantes, très vraisemblablement alimentaires.

Ceci nous amène à une remarque finale, en fait une conclusion résultant à la fois de notre travail sur le terrain et du dépouillement de la littérature écologique. Toutes les discussions relatives à la structuration des peuplements, et à l'évolution des traits d'histoire naturelle, s'appuient largement, d'une part, sur les ressources et la qualité de l'habitat et, d'autre part, sur la prédation. Or, très rares sont les études basées sur une parfaite connaissance des régimes ali-

Source : MNHN, Paris

mentaires des espèces étudiées (sur le site même) permettant de confronter ces données sur des exigences biologiques fondamentales à celles relatives à l'abondance et à la distribution des ressources telles qu'elles sont disponibles et, surtout, accessibles à chacune de ces espèces. De même, comme nous le faisions remarquer plus haut (cf. aussi ERARD, 1988b), on ignore pratiquement tout des prédateurs et des modalités de leur action. Ainsi que l'ont souligné avec raison HENRY (1979) et BOURLIÈRE & HARMELIN-VIVIEN (1988), le système socio-écologique étudié est à trois niveaux interactifs (les espèces en question, leurs proies et leurs prédateurs) qui sont tous composés d'éléments dont les populations possèdent leur dynamique propre et leurs cortèges spécifiques de caractéristiques éco-éthologiques. Nous sommes en présence de réseaux d'interactions extrêmement complexes, dont l'étude dépasse les capacités d'un seul chercheur. Il serait donc important et éminemment souhaitable de voir se développer davantage de concertations pluridisciplinaires à long terme pour étudier les conditions de milieu et mieux comprendre les interactions biotiques au sein de ces écosystèmes si complexes que sont les forêts tropicales humides.

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Ma gratitude va en premier lieu aux organismes qui m'ont permis de réaliser ce travail : l'ECOTROP (CNRS), le Muséum national d'Histoire naturelle et l'IRET (CENAREST).

Je remercierai plus particulièrement André BROSSET qui m'a toujours fait amicalement bénéficier de sa grande expérience pratique et théorique de l'éco-éthologie des vertébrés des forêts tropicales humides et qui a mis à ma disposition toutes ses notes sur les gobe-mouches gabonais, Claude CHAPPUIS et Jean-Pierre GAUTIER qui m'ont constamment aidé et conseillé en matière de bioacoustique, ainsi que Alain DEVEZ qui a photographié pour moi des nids et des biotopes et qui, au cours de ses affûts, a recueilli une série d'observations intéressantes et utiles.

Je reste aussi fort redevable à Basile ALLANG, Alfred EKWAKA, Nestor MOALADEMBO, François MOUBOUMBA et Augustin MOUNGAZI dont l'aide me fut singulièrement précieuse sur le terrain.

Je demeure très reconnaissant à MM. les Professeurs François BOURLIÈRE et Jean DORST, ainsi qu'à Robert-Daniel ETCHÉCOPAR et Annie GAUTIER qui m'ont toujours encouragé et utilement conseillé.

J'ai également bénéficié, à des titres divers, du concours de Guy CABALLÉ, M^lle CASTELLANGO, Mireille et Pierre CHARLES-DOMINIQUE, Prof. Yves COINEAU, Roger DARCHEN, Jean-Paul DECOUX, Michel DONTSKOFF, Gérard DUBOST, Louise EMMONS, François FEER, Prof. Jean-Yves GAUTIER, Jean-Baptiste HÉRISSÉ, Annette et Claude-Marcel HLADIK, Odile LACAN, Prof. Jean-Claude LEFEUVRE, Jean LEGRAND, Christophe LEHOUCQ, Jean-Marc LERNOULD, Sylvie et Georges MICHALOUD, Éric PASQUET, Jean-Jacques PETTER, Marie-Claire et René QURIS, Monique VAN BEVEREN.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADIS, J., 1981. — Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation forests. *Amazoniana*, **7** : 87-173.

ALATALO, R. V., GOTTLANDER, K. & LUNDBERG, A., 1987. — Extrapair copulations and mate guarding in the polyterritorial Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour*, **83** : 139-155.

AMES, P. L., 1975. — The application of syringeal morphology to the classification of the Old World insect eaters (Muscicapidae). *Bonn. zaal. Beitr.*, **26** : 107-134.

ANDREW, R. J., 1961. — The displays given by passerines in courtship and reproductive fighting : a review. *Ibis*, **103a** : 315-348 et 549-579.

ARMSTRONG, E. A., 1963. — *A study of bird song*. Londres & Oxford, Oxford University Press.

ARMSTRONG, J. T., 1965. — Breeding home range in the Nighthawk and other birds : its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, **46** : 619-626.

ASSENMACHER, I., 1958. — La mue des oiseaux et son déterminisme endocrinien. *Alauda*, **26** : 241-289.

AUBIN, T., 1986. — Le phénomène deux voix et le codage de l'information dans les signaux acoustiques d'oiseaux. Étude appliquée aux cris de détresse de l'étourneau (*Sturnus vulgaris*). *C. R. Acad. Sci., Paris (III)*, **302** : 553-556.

AUSTAD, S. N. & RABENOLD, K. N., 1986. — Demography and the evolution of cooperative breeding in the Bicolored Wren, *Campylorhynchus griseus*. *Behaviour*, **97** : 308-324.

BAKER, J. R., MARSHALL, A. J. & HARRISON, T. H., 1940. — The seasons in a tropical rain forest (New Hebrides). Part 5 : Birds (*Pachycephala*). *J. Linn. Soc. Zool.*, **41** : 50-70.

BAKER, J. R. & RANSON, R. M., 1938. — The breeding seasons of southern hemisphere birds in the northern hemisphere. *Proc. Zaol. Soc. Lond.*, **108A** : 101-141.

BANNERMAN, D. A., 1936. — *The birds of West Tropical Africa*. Vol. 4. Londres, Crown Agents.

BANNERMAN, D. A., 1951. — *The birds of tropical West Africa*. Vol. 8. Edinbourg & Londres, Oliver & Boyd Ltd.

BARASH, D. P., 1975. — Evolutionary aspects of parental behavior : distraction behavior of the Alpine Accentor. *Wilson Bull.*, **87** : 367-373.

BATES, G. L., 1905. — Field-notes on the birds of Efulen in the West-African colony of Kamerun. *Ibis*, **8** (5) : 89-98.

BATES, G. L., 1908. — Observations regarding the breeding seasons of the birds in southern Kamerun. *Ibis*, **9** (2) : 558-570.

BATES, G. L., 1909. — Field-notes on the birds of southern Kamerun, West Africa. *Ibis*, **9** (3) : 1-74.

BATES, G. L., 1911. — Further notes on the birds of Southern Cameroon. 1. *Ibis*, 9 (5) : 479-545 & 581-631.

BATES, G. L., 1927. — Notes on some birds of Cameroun and the lake Chad region : their status and breeding times. *Ibis*, **12** (3) : 1-64.

BATES, G. L., 1936. — A bird-spider nesting association. *Ibis*, **13** (6) : 817-818.

BECKER, P. H., 1977. — Verhalten auf Lautäusserungen der Zwillingsart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). *J. Orn.*, **118** : 233-260.

BECKER, P. H., 1982. — The coding of species-specific characteristics in bird sounds, pp. 213-252 *in* D. E. KROODSMA & E. H. MILLER (eds.). *Acoustic communication in birds. Vol. 1*. New York & Londres, Academic Press.

BEECHER, M. D. & BEECHER, M. I., 1979. — Sociobiology of Bank Swallows : reproductive strategy of the male. *Science*, **205** : 1282-1285.

BELL, H. L., 1982-84. — A bird community of lowland rainforest. 1. Composition and density of the avifauna. 2. Seasonality. 3. Vertical distribution of the avifauna. 4. Birds of secondary vegetation. 5. Mixed-species feeding flocks. 6. Foraging ecology and community structure of the avifauna. *Emu*, **82** : 24-41, 65-74, 143-162, 217-224 & 256-275 ; *ibid.*, **84** : 142-158.

BENSON, C. W., 1937. — Miscellaneous notes on Nyasaland birds. *Ibis*, **14** (1) : 551-582.

BENSON, C. W., 1940. — Further notes on Nyasaland

Source : MNHN, Paris

birds (with particular reference to those of the northern province). Part III. *Ibis*, **14** (4) : 583-629.

BENSON, C. W., 1944. — Notes from Nyasaland. *Ibis*, **86** : 445-480.

BENSON, C. W., 1963. — The breeding seasons of birds in the Rhodesias and Nyasaland. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **13** : 626-639.

BENSON, C. W. & BENSON, F. M., 1977. — *The birds of Malawi*. Limbe, D. W. K. Macpherson.

BENSON, C. W., BROOKE, R. K., DOWSETT, R. J. & IRWIN, M. P. S., 1971. — *The birds of Zambia*. Glasgow, Collins.

BERGMANN, H. H., 1976. — Konstitutionsbedingte Merkmale in Gesängen und Rufen europäischer Grasmücken (Gattung *Sylvia*). *Z. Tierpsychol.*, **42** : 315-329.

BERGMANN, H. H. & HELB, H. W., 1982. — *Stimmen der Vögel Europas*. Munich, Vienne & Zurich, BLV Verlagsgesellschaft.

BERNDT, R. & WINKEL, W., 1971. — Über Beziehungen zwischen Geburtsdatum und Fortpflanzungszyklus bei weiblichen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*). *Vogelwelt*, **92** : 53-58.

BJÖRKLUND, M. & WESTMAN, B., 1986. — Mate guarding in the Great Tit : tactics of a territorial forest-living species. *Ornis Scandinavica*, **17** : 99-105.

BLONDEL, J., 1976. — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. zool. France*, **101** : 695-718.

BLONDEL, J., 1979. — *Biogéographie et écologie*. Paris, Masson.

BLONDEL, J., 1986. — *Biogéographie évolutive*. Paris, Masson.

BORROR, D. J. & REESE, C. R., 1956. — Vocal gymnastics in Wood Thrush songs. *Ohio J. Sci.*, **56** : 177-182.

BOURLIÈRE, F. & HARMELIN-VIVIEN, M. L., 1988. — Species diversity in tropical vertebrates : An ecosystem perspective, pp. 169-183 *in* M. L. HARMELIN-VIVIEN & F. BOURLIÈRE (eds.). *Vertebrates in complex tropical systems*. Ecological Studies 69. New York & Berlin, Springer Verlag.

BOURNE. G. R., 1974. — The Red-billed Toucan in Guyana. *Living Bird*, **13** : 99-126.

BOWMAN, R. I., 1979. — Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches. *J. Orn.*, **120** : 353-389.

BRACKENBURY, J. H., 1982. — The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics, pp. 53-73 *in* D. E. KROODSMA & E. H. MILLER (eds.). *Acoustic communication in birds. Vol. 1*. Londres, Academic Press.

BROCKWAY, B. F., 1965. — Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalization in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Anim. Behav.*, **13** : 575-578.

BROSSET, A., 1969. — La vie sociale des oiseaux dans une forêt équatoriale du Gabon. *Biol. Gabonica*, **5** : 29-69.

BROSSET, A., 1971. — Premières observations sur la reproduction de six oiseaux africains. *Alauda*, **39** : 112-126.

BROSSET, A., 1974. — Étude d'une niche écologique complexe en forêt équatoriale, pp. 335-342 *in* P. PESSON (éd.). *Écologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Paris, Bruxelles & Montréal, Gautier-Villars.

BROSSET, A., 1976. — *La vie dans la forêt équatoriale*. Paris, Nathan.

BROSSET, A., 1979. — Le cycle de reproduction de la Glaréole *Glareola nuchalis* : ses déterminants écologiques et comportementaux. *Terre et Vie*, **33** : 95-108.

BROSSET, A., 1981a. — La périodicité de la reproduction chez un bulbul de forêt équatoriale africaine *Andropadus latirostris*. Ses incidences démographiques. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **35** : 109-129.

BROSSET, A., 1981b. — Évolution divergente des comportements chez deux bulbuls sympatriques (Pycnonotidae). *Alauda*, **49** : 94-111.

BROSSET, A., 1989. — Un cas d'association à bénéfice mutuel, celui de la pie-grièche *Lanius cabanisi* avec les bubalornis *Bubalornis niger*. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **44** : 103-106.

BROSSET, A. & DRAGESCO, J., 1967. — Oiseaux collectés et observés dans le haut Ivindo. *Biol. Gabonica*, **3** : 59-88.

BROSSET, A. & ERARD, C., 1986. — *Les oiseaux des régions forestières du Nord-Est du Gabon. Vol. 1. Écologie et comportement des espèces*. Paris, S. N. P. N.

BROWN, J. H., 1964. — The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.*, **76** : 160-169.

BROWN, J. L., 1969. — Territorial behavior and population regulation in birds : A review and re-evaluation. *Wilson Bull.*, **81** : 293-329.

BROWN, J. L., 1972. — Communal feeding of nestlings in the Mexican Jay (*Aphelocoma ultramarina*) : interflock comparisons. *Anim. Behav.*, **20** : 395-403.

BROWN, J. L., 1974. — Alternate routes to sociality in jays — with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Amer. Zool.*, **14** : 63-80.

BROWN, J. L., 1975. — *The evolution of behavior*. New York, Norton & Co.

Source : MNHN, Paris

BROWN, J. L., 1978. — Avian communal breeding systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **9** : 123-155.

BROWN, J. L. & BALDA, R. P., 1977. — The relationship of habitat quality to group size in Hall's Babbler (*Pomatostomus halli*). *Condor*, **79** : 312-320.

BROWN, J. L. & BROWN, E. R., 1980. — Reciprocal aid-giving in a communal bird. *Z. Tierpsychol.*, **53** : 313-324.

BROWN, J. L. & BROWN, E. R., 1981. — Kin selection and individual selection in babblers, pp. 244-256 *in* R. D. ALEXANDER & D. W. TINKLE (eds.). *Natural selection and social behavior*. New York, Chiron Press.

BROWN, J. L., BROWN, E. R., BROWN, S. D. & DOW, D. D., 1982. — Helpers : effects of experimental removal on reproductive success. *Science*, **215** : 421-422.

BROWN, L. H. & BRITTON, P. L., 1980. — *The breeding seasons of East African birds*. Nairobi, East African Natural History Society.

BROWN, R. G. B., 1967. — Courtship behaviour in the Lesser Black-backed Gull, *Larus fuscus*. *Behaviour*, **29** : 122-153.

BURLEY, N., 1980. — Clutch overlap and clutch size : alternative and complementary reproductive tactics. *Am. Nat.*, **115** : 223-246.

BUSKIRK, W. H., 1976. — Social systems in a tropical forest avifauna. *Am. Nat.*, **110** : 293-310.

CATCHPOLE, C. K., 1977. — Aggressive responses of male Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric song, before and after pairing. *Anim. Behav.*, **25** : 489-496.

CHAPIN, J. P., 1932. — The birds of the Belgian Congo. Vol. 1. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **65** : 1-756.

CHAPIN, J. P., 1953. — The birds of the Belgian Congo. Vol. 3. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **75A** : 1-821.

CHAPPUIS, C., 1971. — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie*, **25** : 183-202.

CHAPPUIS, C., 1978. — Illustration sonore de problèmes bioacoustiques posés par les oiseaux de la zone éthiopienne. *Alauda*, **46** : 327-355.

CLARK, C. W. & MANGEL, M., 1986. — The evolutionary advantages of group foraging. *Theoret. Popul. Biol.*, **30** : 45-75.

CODY, M. L., 1971. — Ecological aspects of reproduction, pp. 461-512 *in* D. S. FARNER & J. R. KING (eds.). *Avian biology. Vol. 1*. New York & Londres, Academic Press.

COLSTON, P. R. & CURRY-LINDAHL, K., 1986. — *The birds of Mount Nimba, Liberia*. Londres, Brit. Mus. (Nat. Hist.).

CRAMP, S. (ed.), 1988. — *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 5. Tyrant flycatchers to thrushes*. Oxford & New York, Oxford University Press.

CROOK, J. H., 1964. — The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceidae). *Behaviour*, suppt **10** : 1-78.

CROOK, J. H., 1965. — The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. London*, **14** : 181-218.

CULLEN, J. M. & ASHMOLE, N. P., 1963. — The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. 2. Behaviour. *Ibis*, **103b** : 423-446.

CURIO, E., 1959. — Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. Beiträge zur Ethologie und Oekologie von *Muscicapa h. hypoleuca* Pallas. *Z. Tierpsychol.*, Bht **3** : 1-118.

DAANJE, A., 1950. — On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour*, **3** : 48-98.

DAVIES, N. B., 1976. — Parental care and the transition to independent feeding in the young Spotted Flycatcher *Muscicapa striata*. *Behaviour*, **59** : 280-295.

DAVIES, N. B., 1977. — Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*) : a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.*, **25** : 1016-1033.

DAVIES, N. B., 1978. — Ecological questions about territorial behaviour, pp. 317-350 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

DAVIES, N. B., 1981. — Calling as an ownership convention on Pied Wagtail territories. *Anim. Behav.*, **29** : 529-534.

DAVIES, N. B. & HOUSTON, A. I., 1984. — Territory economics, pp. 148-169 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 2e éd. Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

DAVIS, D. E., 1945. — The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecol. Monogr.*, **15** : 243-295.

DAVIES, L. I., 1964. — Biological acoustics and the use of the sound spectrograph. *Southwestern Naturalist*, **9** : 118-145.

DELAMAIN, J., 1952. — *Portraits d'Oiseaux. 2e série*. Paris, Stock.

Source : MNHN, Paris

DEMENTIEV, G. P. & GLADKOV, N. A. (eds.), 1954. — *Ptitsi sovietskogo soyouza.* Moscou, Sovietskaya Naouka.

DIESSELHORST, G., 1961. — Ascendente Handschwingen-Mauser bei *Muscicapa striata. J. Orn.*, **102** : 360-366.

DITTAMI, J. P. & GWINNER, E., 1985. — Annual cycles in the African Stonechat *Saxicola torquata axillaris* and their relationship to environmental factors. *J. Zool., Lond.* (A), **207** : 357-370.

DOW, D. D., 1977. — Reproductive behavior of the Noisy Miner, a communally breeding honeyeater. *Living Bird,* **16** : 163-185.

DOW, D. D., 1980. — Communally breeding Australian birds with an analysis of distributional and environmental factors. *Emu,* **80** : 121-140.

DUBOIS, A., 1988. — Le genre en Zoologie. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (A), **139** : 1-130.

ECKE, H., 1938. — Das Brutleben des Grauschnäppers. *Orn. Mber.*, **46** : 40-42.

EISENTRAUT, M., 1973. — Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. *Bonn. zool. Monogr.*, **3** : 1-428.

EISNER, E., 1960. — Tbe relationship of hormones to the reproductive behaviour of birds, refering especially to parental behaviour : A review. *Anim. Behav.*, **8** : 155-179.

ELGOOD, J. H., 1982. — Tbe birds of Nigeria. *B. O. U. Checklist,* **4** : 1-246.

EMLEN, J. T., 1957. — Defended area ? a critique of the territory concept and of conventional thinking. *Ibis,* **99** : 352.

EMLEN, S. T., 1978. — The evolution of cooperative breeding in birds, pp. 245-281 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach.* Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

EMLEN, S. T., 1981. — Altruism, kinship, and reciprocity in the White-fronted Bee-eater, pp. 245-281 *in* R. D. ALEXANDER & D. W. TINCKLE (eds.). *Natural selection and social behavior : Recent research and new theory.* New York, Chiron Press.

EMLEN, S. T., 1982a. — Tbe evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am. Nat.*, **119** : 29-39.

EMLEN, S. T., 1982b. — The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. *Am. Nat.*, **119** : 40-53.

EMLEN, S. T., 1984. — Cooperative breeding in birds and mammals, pp. 305-339 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach.* 2e éd. Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

EMLEN S. T. & ORING, L. W., 1977. — Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science,* **197** : 215-223.

EMLEN, S. T. & VEHRENCAMP, S. L., 1983. — Cooperative breeding strategies among birds, pp. 93-120 *in* A. H. BRUSH & G. A. CLARK, Jr (eds.). *Perspectives in ornithology.* Cambridge, University Press.

EMMONS, L. H., 1975. — *Ecology and behavior of African rainforest squirrels.* Ph. D. Thesis. Cornell University, Ithaca, New York.

ERARD, C., 1986. — Ricbesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux : une comparaison Gabon-Guyane. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (A), **132** : 53-66.

ERARD, C., 1987. — Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon. Volume 1. Morphologie des espèces et organisation du peuplement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (A), **138** : 1-256.

ERARD, C., 1988a. — L'oiseau qui chante à deux voix. *Scientifica, 2* : 10.

ERARD, C., 1988b. — Bird community structure in two rainforests : Africa (Gabon) and South America (Frencb Guiana). A comparison, pp. 89-122 *in* M. L. HARMELIN-VIVIEN & F. BOURLIÈRE (eds.). *Vertebrates in complex tropical systems.* Ecological studies 69. New York & Berlin, Springer Verlag.

ERARD, C., sous presse. — Genus *Neocossyphus* Fischer and Reichenow *in* C. H. FRY, S. KEITH & E. K. URBAN (eds.). *The birds of Africa. Vol. 4.* Londres & New York, Academic Press.

ERARD, C. & ARMANI, G., 1986. — Réflexions sur un cas de parasitisme et d'aide au nourrissage mettant en cause *Turdus merula, T. philomelos* et *Erithacus rubecula. Alauda,* **54** : 138-144.

ERICKSON, M. M., 1938. — Territory, annual cycle and numbers in a population of Wren-tits (*Chamaea fasciata*). *Univ. California Publ. Zool.*, **42** : 274-334.

EVE, R., 1989. — *Études sur l'organisation acoustique d'un peuplement d'oiseaux en forêt tropicale d'Asie du Sud-Est.* Thèse de Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Paris.

EWALD, P. W. & CARPENTER, F. L., 1978. — Territorial responses to energy manipulations in the Anna's Hummingbird. *Oecologia (Berlin),* **31** : 277-292.

FALLS, J. B., 1982. — Individual recognition by sounds in birds, pp. 237-278 *in* D. E. KROODSMA & E. H. MILLER (eds.). *Acoustic communication in birds. Vol. 2.* New York & Londres, Academic Press.

FALLS, J. B. & BROOKS, R. J. (1975). — Individual recognition by song in White-throated Sparrows. II. Effects of location. *Can. J. Zool.*, **53** : 1412-1420

Source : MNHN, Paris

FERRY, C. & DESCHAÎNTRE, A., 1974. — Le chant, signal interspécifique chez *Hippolais icterina* et *polyglotta*. *Alauda*, **42** : 289-311.

FITCH, M. A. & SHUGART, G. W., 1984. — Requirements for a mixed reproductive strategy in avian species. *Am. Nat.*, **124** : 116-126.

FOGDEN, M. P. L., 1972. — The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, **114** : 307-343.

FOGDEN, M. P. L. & FOGDEN, P. M., 1979. — The role of fat and protein reserves in the annual cycle of the Grey-backed Camaroptera in Uganda (Aves : Sylviidae). *J. Zool., Lond.*, **189** : 233-258.

FORD, N. L., 1983 — Variation in mate fidelity in monogamous birds. *Current Ornith.*, **1** : 329-356.

FOSTER, M. S., 1974. — Rain, feeding behavior, and clutch size in tropical birds. *Auk*, **91** : 722-726.

FOSTER, M. S., 1975. — The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor*, **77** : 304-314.

FRANZBLAU, M. A. & COLLINS, J. P., 1980. — Test of a hypothesis of territory regulation in an insectivorous bird by experimentally increasing prey abundance. *Oecologia (Berlin)*, **46** : 164-170.

FREED, L. A., 1987. — The long-term pair bond of tropical House Wrens : advantage or constraints ? *Am. Nat.*, **130** : 507-525.

FRETWELL, S. D. & LUCAS, H. L., 1969. — On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.*, **19** : 16-36.

FRY, C. H., 1972. — The social organization of Bee-eaters (Meropidae) and co-operative breeding in birds. *Ibis*, **114** : 1-14.

GASS, C. L., ANGEHER, G. & CENTRA, J., 1976. — Regulation of food supply by feeding territoriality in the Rufous Hummingbird. *Canad. J. Zool.*, **54** : 2046-2054.

GASTON, A. J., 1978a. — Factors affecting the evolution of group territorial behaviour and co-operative breeding in birds. *Am. Nat.*, **112** : 1091-1100.

GASTON, A. J., 1978b. — Demography of the Jungle Babbler (*Turdoides striatus*). *J. Anim. Ecol.*, **47** : 845-870.

GAUNT, A. S. & GAUNT, S. L. L., 1985. — Syringeal structure and avian phonation. *Current Ornith.*, **2** : 213-245.

GAYOU, D. C., 1986. — The social system of the Texas Green Jay. *Auk*, **103** : 540-547.

GERMAIN, M., DRAGESCO, J., ROUX, F. & GARCIN, H., 1973. — Contribution à l'ornitbologie du Sud-Cameroun. II. Passériformes. *L'Oiseau et R. F. O.*, **43** : 212-259.

GÉROUDET, P., 1957. — *Les Passereaux. III : des Pouillots aux Moineaux*. Neuchâtel & Paris, Delachaux & Niestlé.

GIBB, J., 1956. — Food, feeding habit and territoriality of tbe Rock Pipit, *Anthus spinoletta*. *Ibis*, **98** : 506-530.

GILL, F. B. & WOLF, L. L., 1975. — Economics of feeding territoriality in the Golden-winged Sunbird. *Ecology*, **56** : 333-345.

GILL, F. B. & WOLF, L. L., 1977. — Non-random foraging by sunbirds in a patchy environment. *Ecology*, **58** : 1284-1296.

GLUTZ VON BLOTZHEIN, U. N. (ed.), 1962. — *Die Brutvögel der Schweiz*. Aarau, Verlag Aargauer Tagblatt AG.

GLUTZ VON BLOTZHEIN, U. N. (ed.), 1988. — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band II. Passeriformes (2 Teil). Turdidae*. Wiesbaden, AULA-Verlag.

GRAFEN, A., 1984. — Natural selection, kin selection and group selection, pp. 62-82 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology : An evolutionary approach*. 2e éd. Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

GREENEWALT, C. H., 1968. — *Bird song : Acoustics and physiology*. Washington, DC, Smitbsonian Institution Press.

GRIMES, L. G., 1976. — The occurence of cooperative breeding bebaviour in African birds. *Ostrich*, **47** : 1-15.

GRIMES, L. G., 1987. — The birds of Ghana. *B. O. U. Checklist*, **9** : 1-276.

GRUBB, T. C., 1987. — Cbanges in the flocking bebaviour of wintering English titmice, with time, weather and supplementary food. *Anim. Behav.*, **35** : 786-794.

GÜRTLER, W., 1973. — Artisolierende Parameter des Revierrufs der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*). *J. Orn.*, **114** : 305-316.

GUYOMARC'H, J.-C., 1974. — *Les vocalisations des Gallinacés. Structure des sons et des répertoires. Ontogénèse motrice et acquisition de leur sémantique*. Thèse Doctorat d'État, Rennes.

HAARTMAN, L. VON, 1958. — The incubation rythm of the female Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in the presence and absence of the male. *Orn. Fenn.*, **35** : 71-76.

HAARTMAN, L. VON, 1969. — The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. *Comm. Biologicae* **32** : 3-187.

Source : MNHN, Paris

HEINRICH, G., 1958. — Zur Verbreitung und Lebensweise der Vögel von Angola. *J. Orn.*, **99** : 121-141, 322-362 & 399-421.

HEISLER, I. L., 1984. — A quantitative genetic model for the origin of mating preferences. *Evolution*, **38** : 1283-1295.

HEISLER, I. L., 1985. — Quantitative genetic models of female choice based on « arbitrary » male characters. *Heredity*, **55** : 187-198.

HENRY, C., 1979. — *Écologie d'une communauté de passereaux paludicoles*. Thèse Doctorat d'État, Orléans.

HILDEN, O., 1965. — Habitat selection in birds. A review. *Ann. Zool. Fenn.*, **2** : 53-74.

HINDE, R. A., 1956. — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, **98** : 340-369.

HINDE, R. A., 1964. — Coutship feeding, pp. 159-160 *in* A. LANDSBOROUGH-THOMPSON (ed.). *A new dictionary of birds*. Londres, Thomas Nelson & Son.

HIXON, M. A., CARPENTER, F. L. & PATON, D. C., 1983. — Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds : an experimental and theoretical analysis. *Am. Nat.*, **122** : 366-391.

HLADIK, A., 1978. — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon : distribution and composition of food of folivores, pp. 51-71 *in* R. MONTGOMERY (ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Washington. D.C., Smithsonian Institution Press.

HLADIK, C. M., 1973. — Alimentation d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *Terre et Vie*, **27** : 343-413.

HOI, H., 1987. — Brutaufteilung und Habitatnutzung beim Cassinschnäpper (*Muscicapa cassini*). *J. Orn.*, **128** : 338-342.

HOLMES, R. T., 1970. — Differences in population density, territory and food supply of Dunlin in arctic and subarctic tundra, pp. 303-320 *in* A. WATSON (ed.). *Animal populations in relation to food resources*. British Ecological Society Symposium 10. Oxford, Blackwell Scientific Publishers.

HOWARD, E., 1920. — *Territory in bird life*. Londres, Murray.

HUNTER, L. A., 1985. — The effects of helpers in cooperatively breeding Purple Gallinules. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 147-153.

HUNTER, L. A., 1987. — Cooperative breeding in Purple Gallinules : the role of helpers in feeding chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 171-177.

IRMLER, U., 1975. — Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. *Amazoniana*, **5** : 337-409.

IRMLER, U., 1979. — Abundance fluctuations and habitat changes of soil beetles in Central Amazonian inundation forests (Coleoptera : Carabidae, Staphylinidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, **14** : 1-16.

IRWIN, M. P. S., 1981. — *The birds of Zimbabwe*. Harare, Zimbabwe.

JACKSON, F. J., 1938. — *The birds of Kenya Colony and the Uganda Protectorate*. Londres, Gurney & Jackson.

JAMIESON, I. G. & CRAIG, J. L., 1987. — Critique of helping behavior in birds : A departure from functional explanations. *Perspectives in Ethology*, **7** : 79-98.

JENSEN, F. P., sous presse. — A generic revision of some African chats. *Steenstrupia*.

JONES, P. J. & WARD, P., 1976. — The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the Red-billed Quelea *Quelea quelea*. *Ibis*, **118** : 547-574.

KNIGHT, R. L. & TEMPLE, S. A., 1986. — Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle ? *Auk*, **103** : 318-327.

KODIC-BROWN, A. & BROWN, J. H., 1978. — Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology*, **59** : 285-296.

KOENIG, W. D., 1981a. — Reproductive success, group size and the evolution of cooperative breeding in the Acorn Woodpecker. *Am. Nat.*, **117** : 421-443.

KOENIG, W. D., 1981b. — Space competition in the Acorn Woodpecker : Power struggles in a cooperative breeder. *Anim. Behav.*, **29** : 396-409.

KOENIG, W. D. & PITELKA, F. A., 1981. — Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds, pp. 261-280 *in* R. D. ALEXANDER & D. W. TINKLE (eds.). *Natural selection and social behavior : Recent research and new theory*. New York, Chiron Press.

KREBS, J. R., 1970. — Regulation of numbers in the Great Tit (Aves : passeriformes). *J. Zool.*, **162** : 317-333.

KREBS, J. R., 1971. — Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology*, **52** : 2-22.

KREBS, J. R., 1976. — Bird song and territory defence. *New Sci.*, 70 : 534-536.

KREBS, J. R., 1977. — The significance of song repertoires. The Beau Geste hypothesis. *Anim. Behav.*, **25** : 475-478.

KREUTZER, M., 1985. — *Le chant du Bruant zizi* (Emberiza cirlus). *Codage, décodage, évolution*. Thèse de Doctorat d'État. Paris VI, Université Pierre et Marie Curie.

Source : MNHN, Paris

KROODSMA, D. E., 1976. — Reproductive development in a female songbird : Differential stimulation by quality of male song. *Science*, **192** : 574-575.

KROODSMA, D. E., 1982. — Song repertoires : problems in tbeir definition and use, pp. 125-146 *in* D. E. KROODSMA & E. H. MILLER (eds.). *Acoustic communication in birds. Vol. 2.* New York & Londres, Academic Press.

KUNKEL, P., 1974. — Mating systems of tropical birds : Tbe effects of weakness or absence of external reproduction-timing factors, with special reference to prolonged pair bonds. *Z. Tierpsychol.*, **34** : 265-307.

LACK, D., 1940. — Courtship feeding in birds. *Auk*, **57** : 169-178.

LACK, D., 1947. — Tbe significance of clutch size, parts 1 and 2. *Ibis*, **89** : 302-352.

LACK, D., 1948. — The significance of clutch size, part 3. *Ibis*, **90** : 25-45.

LACK, D., 1966. — *Population studies of birds.* Oxford, Clarendon Press.

LACK, D., 1968. — *Ecological adaptations for breeding in birds.* Londres, Methuen.

LACK, D. & MOREAU, R. E., 1965. — Cluth size in tropical passerine birds of forest and savanna. *L'Oiseau et R. F. O.*, **35** (suppt) : 75-89.

LENNARTZ, M. R., HOOPER, R. G. & HARLOW, R. F., 1987. — Sociality and cooperative breeding of Red-cockaded Woodpeckers, *Picoides borealis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 77-88.

LEROY, Y., 1977. — *L'univers sonore animal. Rôles et évolution de la communication acoustique.* Paris, Gauthier-Villars.

LIGON, J. D., 1983. — Cooperation and reciprocity in avian social systems. *Am. Nat.*, **121** : 366-384.

LIGON, J. D. & LIGON, S. H., 1978a. — The communal social system of the Green Woodhoopoe in Kenya. *Living Bird*, **17** : 159-197.

LIGON, J. D. & LIGON, S. H., 1978b. — Communal breeding in Green Woodhoopoes as a case of reciprocity. *Nature, Lond.*, **276** : 496-498.

LIGON, J. D. & LIGON, S. H., 1978c. — La reproduction coopérative chez le Moqueur vert d'Afrique. *Pour la Science*, **59** : 24-33.

LIGON, J. D. & LIGON, S. H., 1983. — Reciprocity in tbe Green Woodhoopoe (*Phoeniculus purpureus*). *Anim. Behav.*, **31** : 480-489.

LOTT, D. F., 1984. — Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour*, **88** : 266-325.

LYON, B. E., MONTGOMERIE, R. D. & HAMILTON, L. D., 1987. — Male parental care and monogamy in Snow Bunting. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 377-382.

MACKWORTH-PRAED, C. W. & GRANT, C. H. B., 1960. — *Birds of eastern and northeastern Africa. 2.* Londres, Longmans.

MACKWORTH-PRAED, C. W. & GRANT, C. H. B., 1963. — *Birds of the southern third of Africa. 2.* Londres, Longmans.

MACKWORTH-PRAED, C. W. & GRANT, C. H. B., 1973. — *Birds of west central and western Africa. 2.* Londres, Longmans.

MACLEAN, G. L., 1985. — *Robert's birds of Southern Africa.* Cape Town, John Voelcker Bird Book Fund.

MACROBERTS, M. H. & MACROBERTS, B. R., 1976. — Social organization and behavior of the Acorn Woodpecker in central coast California. *Ornithol. Monogr.*, **21** : 1-115.

MAHLER, W. J., 1970. — The Pomarine Jaeger as a Brown Lemming predator in northern Alaska. *Wilson Bull.*, **82** : 130-157.

MAIORAMA, V. C., 1981. — Prey selection by sight : random or economic ? *Am. Nat.*, **118** : 450-451.

MARCHANT, S., 1942. — Some birds of the Owerri Province, S. Nigeria. *Ibis*, **14** (6) : 137-196.

MARCHANT, S., 1953. — Notes on tbe birds of southeastern Nigeria. *Ibis*, **95** : 38-69.

MARCHANT, S., 1959. — The breeding season in S. W. Ecuador. *Ibis*, **101** : 137-152.

MARLER, P., 1955. — Characteristics of some animal calls. *Nature*, **176** : 6-8.

MARLER, P., 1957. — Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour*, **11** : 13-39.

MARSHALL, A. J., 1951. — The refractory period of testes rythm and its possible bearing on breeding and migration. *Wilson Bull.*, **63** : 238-261.

MARSHALL, A. J., 1959. — Internal and environmental control of breeding. *Ibis*, **101** : 456-478.

MARSHALL, A. J., 1960a. — The role of the internal rythm of reproduction in the timing of avian breeding seasons including migration. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **12** : 475-482.

MARSHALL, A. J., 1960b. — Annual periodicity in tbe migration and reproduction of birds. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **25** : 499-505.

MCLACHLAN, G. R. & LIVERSIDGE, R., 1970. — *Roberts birds of South Africa.* 3e éd. Cape Town, Cape & Transvaal Printers Ltd.

Source : MNHN, Paris

MEDVIN, M. B., BEECHER, M. D. & ANDELMAN, S. J., 1987. — Extra adults at the nest in Barn Swallows. *Condor*, **89** : 179-182.

MEYLAN, O., 1930. — Le Gobe-mouches gris (*Muscicapa s. striata* Pallas) dans le Jura. Remarques sur sa distribution verticale et sur ses conditions d'existence. *Bull. Soc. zool. Genève*, **4** : 123-129.

MILLER, A. H., 1931. — Systematic revision and natural history of the American shrikes (*Lanius*). *Univ. California Publ. Zool.*, **38** : 11-242.

MILLER, D. B., 1977. — Two-voice phenomenon in birds : further evidence. *Auk*, **94** : 567-572.

MÖLLER, A. P., 1985. — Mixed reproductive strategy and mate guarding in a semi-colonial passerine, the Swallow *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17** : 401-408.

MOREAU, R. E., 1931. — Equatorial reflections on periodism in birds. *Ibis*, **13** (1) : 553-570.

MOREAU, R. E., 1936. — Breeding seasons of birds in East African evergreen forest. *Proc. Zool. Soc. Landon*, **124** : 631-653.

MOREAU, R. E., 1944. — Some weights of African and of wintering palearctic birds. *Ibis*, **86** : 16-29.

MOREAU, R. E., 1950. — The breeding seasons of African birds. 1. Land birds. *Ibis*, **92** : 223-267.

MOREAU, R. E., 1964. — Breeding seasons, pp. 106-108 *in* A. LANDSBOROUGH-THOMPSON (ed.). *A new dictionary of birds*. Londres, Nelson.

MOREAU, R. E., WILK, A. L. & ROWAN, W., 1947. — The moult and gonad cycles of three species of birds at five degrees south of the equator. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **117** : 345-364.

MORLEY, A., 1949. — Observations on courtship feeding and coition of the Marsh Tit. *Brit. Birds*, **42** : 233-239.

MORTON, E. S., 1975. — Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.*, **109** : 17-34.

MOSS, R., 1969. — A comparison of Red Grouse (*Lagopus scoticus*) stocks with the production and nutrient value of Heather (*Calluna vulgaris*). *J. Anim. Ecol.*, **38** : 103-112.

MURRAY Jr, B. G., 1976. — A critique of interspecific territoriality and character convergence. *Condor*, **78** : 518-525.

MURRAY Jr, B. G., 1984. — A demographic theory on the evolution of mating systems as exemplified by birds. *Evol. Biol.*, **18** : 71-140.

MURTON, R. K. & ISAACSON, A. J., 1962. — The functional basis of some behaviour in the Wood-pigeon *Columba palumbus*. *Ibis*, **104** : 503-521.

MURTON, R. K., ISAACSON, A. J. & WESTWOOD, N. J., 1963a. — The feeding ecology of the Wood-pigeon. *Brit. Birds*, **56** : 345-375.

MURTON, R. K., ISAACSON, A. J. & WESTWOOD, N. J., 1963b. — The food and growth of nestling Wood-pigeon in relation to the breeding season. *Proc. zool. Soc. Land.*, **141** : 747-782.

MURTON, R. K. & Westwood, N. J., 1977. — *Avian breeding cycles*. Oxford, Clarendon Press.

MYERS, J. P., CONNERS, P. G. & PITELKA, F. A., 1979. — Territory size in wintering Sanderlings : the effect of prey abundance and intruder density. *Auk*, **96** : 551-561.

NICE, M. M., 1941. — The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.*, **26** : 441-487.

NIETHAMMER, G., 1937. — *Handbuch der deutschen Vogelkunde. I*. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges.

NISBET, I. C. T., 1973. — Courtship feeding, egg size and breeding success in Common Terns. *Nature, Lond.*, **241** : 141-142.

NOTTEBOHM, F., 1971. — Neural laterization of vocal control in a passerine bird. I. Song. *J. Exp. Zool.*, **177** : 229-261.

NOTTEBOHM, F., 1975. — Vocal behavior in birds, pp. 287-332 *in* J. R. KING & D. S. FARNER (eds.). *Avian biology. Vol. 5*. New York & Londres, Academic Press.

O'CONNOR, R. J. & MORGAN, R. A., 1982. — Some effects of weather conditions on the breeding of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* in Britain. *Bird Study*, **29** : 41-48.

ORDAL, J. M., 1976. — Effects of sympatry on meadowlark vocalizations. *Condor*, **78** : 100-101.

ORIANS, G. H., 1961. — The ecology of blackbird (*Agelaius*) social system. *Ecol. Monogr.*, **31** : 285-312.

ORIANS, G. H., 1969. — On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, **103** : 589-603.

ORIANS, G. H., 1971. — Ecological aspects of behavior, pp. 514-546 *in* D. S. FARNER & J. R. KING (eds.). *Avian biology. Vol. 1*. New York & Londres, Academic press.

ORING, L. W., 1982. — Avian mating systems, pp. 1-92 *in* D. S. FARNER & J. R. KING (eds.). *Avian biology. Vol. 6*. New York & Londres, Academic Press.

OWEN, J. H., 1935. — Notes on breeding of a pair of Spotted Flycatchers. *Brit. Birds*, **29** : 177-178.

PARRY, V., 1973. — The auxiliary system and its effect on territory and breeding in Kookaburras. *Emu*, **73** : 81-100.

PATTERSON, I. J., 1986. — Territorial behaviour and the limitation of bird populations. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **18** : 770-773.

Source : MNHN, Paris

PIANKA, E. R., 1970. — On *r* and *K* selection. *Am. Nat.*, **104** : 592-597.

PIANKA, E. R., 1972. — *r* and *K* selection or *b* and *d* selection ? *Am. Nat.*, **106** : 581-588.

PITELKA, F. A., TOMICH, P. Q. & TREICHEL, G. W., 1955. — Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska. *Ecol. Monogr.*, **25** : 85-117.

POTTER, R. K., KOPP, G. A. & GREEN, H. C., 1947. — *Visible speech*. Princeton, D. van Nostrand Co.

PRIGOGINE, A., 1971. — Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren. Sc. zool.*, **185** ; 1-298.

PRIGOGINE, A., 1978. — Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. Vol. 2. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, Sc. biol.*, **223** : 1-134.

PRIGOGINE, A., 1984. — Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. Vol. 3. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren, Sc. biol.*, **243** : 1-146.

PULLIAM, H. R. & CARACO, T., 1984. — Living in groups : is there an optimal group size ? pp. 122-147 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 2e éd. Oxford & Londres, Blackwell Scientific Publications.

PYKE, G. H., 1979. — The economics of territory size and time budget in the Golden-winged Sunbird. *Am. Nat.*, **114** : 131-145.

RAITT, R. J., WINTERSTEIN, S. R. & HARDY, J. W., 1984. — Structure and dynamics of communal groups in the Beechey Jay. *Wilson Bull.*, **96** : 206-227.

REYER, H.-U., 1980. — Flexible helper structure as an ecological adaptation in the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6** : 219-227.

RICKLEFS, R. E., 1974. — The evolution of co-operative breeding in birds. *Ibis*, **117** : 531-534.

RICKLEFS, R. E., 1980. — Geographical variation in clutch size among passerine birds : Ashmole's hypothesis. *Auk*, **97** : 38-49.

RIDPATH, M. G., 1972. — The Tasmanian Native Hen, *Tribonyx mortierii*. *CSIRO Wildl. Res.*, **17** : 1-118.

RIVIERE, B. B., 1949. — Some observations on the nesting babits of the Spotted Flycatcher. *Wild Bird Protection in Norfolk* : 21-26.

ROHWER, S. A., 1973. — Significance of sympatry to behavior and evolution of Great Plains Meadowlarks. *Evolution*, **27** : 44-57.

ROUGEOT, P. C., 1957. — Note sur la biologie de quelques Muscicapidés du Gabon. *L'Oiseau et R. F. O.*, **27** : 277-283.

ROWLEY, I., 1965. — The life history of the Superb Blue Wren, *Malurus cyaneus*. *Emu*, **64** : 251-297.

ROWLEY, I., 1976. — Co-operative breeding in Australian birds. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **16** : 657-666.

ROWLEY, I., 1981. — The communal way of life in the Splendid Wren, *Malurus splendens*. *Z. Tierpsychol.*, **55** : 228-267.

ROWLEY, I., 1983. — Re-mating in birds, pp. 331-360 *in* P. BATESON (ed.). *Mate choice*. Cambridge, University Press.

ROYAMA, T., 1966. — A re-interpretation of courtship feeding. *Bird Study*, **13** : 116-129.

RYVES, B. H., 1943. — Some notes on the breeding of a pair of Spotted Flycatchers. *Brit. Birds*, **37** : 82-84.

SALMONSON, M. G. & BALDA, R. P., 1977. — Winter territoriality of Townsend's Solitaire (*Myadestes townsendi*) in a Pinon-Juniper-Ponderosa ecosystem. *Condor*, **79** : 148-161.

SCHOENER, T. W., 1971. — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2** : 369-404.

SCHUSTER, L., 1907. — Am Neste des Grauen Fliegenschnäppers. *Orn. Jahrb.*, **18** : 223-227.

SEASTEDT, T. R. & MACLEAN, S. F., 1979. — Territory size and composition in relation to resource abundanee in Lapland Longspurs breeding in Arctic Alaska. *Auk*, **96** : 131-142.

SELANDER, R. K., 1964. — Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **74** : 1-305.

SERLE, W., 1950. — A contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, **92** : 343-376 & 602-638.

SERLE, W., 1954. — A second contribution to the ornithology of tbe Britisb Cameroons. *Ibis*, **96** : 47-80.

SERLE, W., 1957. — A contribution to the ornithology of the Eastern Region of Nigeria. *Ibis*, **99** : 371-418 & 628-685.

SERLE, W., 1965. — A third contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, **107** : 60-94 & 230-246.

SERLE, W., 1981. — The breeding season of birds in the lowland rainforest and in the montane forest of West Cameroon. *Ibis*, **123** : 62-74.

SETH-SMITH, L. M., 1913. — Notes on birds around Mpumu, Uganda. *Ibis*, **10** (4) : 485-508.

SHARPE, R. B., 1904. — On further collection of birds from the Efulen District of Cameroon, West Africa. Parts 1 & 11. *Ibis*, **8** (4) : 88-106 & 591-638.

SHARPE, R. B., 1907. — On further colleetions of birds from the Efulen district of Cameroon, West Africa. Part 1V. *Ibis*, **9** (1) : 416-464.

Source : MNHN, Paris

SHY, M. M., 1982. — Interspecific feeding among birds : a review. *J. Field Ornithol.*, **53** : 370-393.

SIBLEY, C. G., AHLQUIST, J. E. & MONROE JR, B. L., 1988. — A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, **105** : 409-423.

SIMMONS, K. E. L., 1961. — Problems of head-scratching in birds. *Ibis*, **103a** : 37-49.

SIMON, P., 1985. — Contribution à l'écologie d'une avifaune de bosquets en milieu rural. *Gerfaut*, **75** : 3-100.

SKUTCH, A. F., 1935. — Helpers at the nest. *Auk*, **52** : 257-273.

SKUTCH, A. F., 1949. — Do tropical birds rear as many young as they can nourrish ? *Ibis*, **91** : 430-458.

SKUTCH, A. F., 1950. — The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, *92* : 185-222.

SKUTCH, A. F., 1961. — Helpers among birds. *Condor*, **63** : 198-226.

SKUTCH, A. F., 1967. — Adaptive limitation of the reproductive rate of birds. *Ibis*, **109** : 579-599.

SKUTCH, A. F., 1971. — Life history of the Keel-billed Toucan. *Auk*, **88** : 381-396.

SLAGSVOLD, T., 1984. — Clutch size variation of birds in relation to nest predation : on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.*, **53** : 945-953.

SMITH, S. M., 1978. — The « underworld » in a territorial sparrow : Adaptive strategy for floaters. *Am. Nat.*, **112** : 571-582.

SMITH, T. M. & SHUGART, H. H., 1987. — Territory size variation in the Ovenbird : the role of habitat structure. *Ecology*, **68** : 695-704.

SNOW, D. W., 1978. — The nest a factor determining clutch-size in tropical birds. *J. Orn.*, **119** : 227-230.

SNOW, D. W. & SNOW, B. K., 1964. — Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica*, **49** : 1-39.

SNOW, D. W. & LILL, A., 1974. — Longevity records for some neotropical land birds. *Condor*. **76** : 262-267.

STACEY, P. B., 1979. — Habitat saturation and communal breeding in the Acorn Woodpecker. *Anim. Behav.*, **27** : 1153-1166.

STACEY, P. B. & KOENIG, W. D., 1984. — L'aide à la reproduction chez le Pic des glands. *Pour la Science*, **84** : 78-86.

STALLCUP, J. A. & WOOLFENDEN, G. E., 1978. — Family status and contributions to breeding by Florida Scrub Jays. *Anim. Behav.*, **26** : 1144-1156.

STEIN, R. S., 1968. — Modulation in bird sounds. *Auk*, **85** : 229-243.

STEINFATT, O., 1937. — Beobachtungen über das Brutleben des Grauschnäppers, *Muscicapa s. striata*, in der Rominter Heude. *J. Orn.*, **85** : 624-635.

STENGER, J., 1958. — Food habits and available food of Ovenbirds in relation to territory size. *Auk*, **75** : 335-346.

STILES, F. G., 1980. — The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, **122** : 322-343.

STILES, F. G. & WOLF, L. L., 1974. — A possible circannual molt rythm in a tropical hummingbird. *Am. Nat.*, **108** : 341-354.

STRESEMANN, E., 1963. — Zur Richtungsumkehr der Schwingen- und Schwanzmauser bei *Muscicapa striata*. *J. Orn.*, **104** : 101-111.

SUMMERS-SMITH, D. & M., 1950. — The nesting of a pair of Spotted Flycatchers. *Brit. Birds*, **43** : 201-204.

SUMMERS-SMITH, D., 1952. — Breeding biology of the Spotted Flycatcher. *Brit. Birds*, **45** : 153-167.

TASKER, C. R. & MILLS, J. A., 1981. — A functional analysis of courtship feeding in the Red-billed Gull, *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Behaviour*, **77** : 222-241.

THIELCKE, G., 1970. — Die sozialen Funktionen der Vogelstimme. *Vogelwarte*, **25** : 204-209.

THIOLLAY, J. M., 1971. — L'avifaune de la région de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E. Écologie*, **4** : 7-132.

THORPE, W. H., 1961. — *Bird songs*. Cambridge, University Press.

TIDEMANN, S. C., 1986. — Breeding in three species of Fairy-wrens (*Malurus*) : Do helpers really help ? *Emu*, **86** : 131-138.

TRIVERS, R. L., 1972. — Parental investment and sexual selection, pp. 136-179 *in* B. CAMPBELL (ed.). *Sexual selection and the descent of man*. Chicago, Aldine.

TRAIL, P. W., 1980. — Ecological correlates of social organization in a communally breeding bird, the Acorn Woodpecker, *Melanerpes formicivorus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7** : 83-92.

VAN SOMEREN, V. G. L., 1916. — A list of birds collected in Uganda and British East Africa, with notes on their nesting and other habits. II. *Ibis*, **10** (4) : 373-472.

VAN TYNE, J., 1929. — Life history of the toucan *Ramphastos brevicarinatus*. *Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ.*, **19** : 5-43.

Source : MNHN, Paris

VEHRENCAMP, S. L. & BRADBURY, J. W., 1984. — Mating systems and ecology, pp. 251-278 *in* J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 2e éd. Oxford & London, Blackwell Scientific Publications.

VERNER, J., 1964. — Evolution of polygamy in the Long-billed Marsh Wren. *Evolution*, **18** : 252-261.

VERNER, J. & WILLSON, M. F., 1966. — The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, **47** : 143-147.

WALKER, G. R., 1939. — Notes on the birds of Sierra Leone. *Ibis*, **3** (14) : 401-450.

WALLSCHLÄGER, D., 1980. — Correlate of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia*, **36** : 412.

WARD, P., 1969. — The annual cycle of the Yellow-vented Bulbul, *Pycnonotus goiavier*, in a humid equatorial environment. *J. Zool.*, **157** : 25-45.

WATSON, A. & MOSS, R., 1970. — Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates, pp. 167-218 *in* A. WATSON (ed.). *Animal populations in relation to food resources*. British ecological Society Symposium 10. Oxford, Blackwell Scientific Publishers.

WEEDEN, J. S. & FALLS, J. B., 1959. — Differential response of male Ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk*, **76** : 343-351.

WELTY, J. C., 1975. — *The life of birds*. Philadelphia, Saunders.

WESTNEAT, D. F., FREDERICK, P. C. & WILEY, R. H., 1987. — The use of genetic markers to estimate the frequency of successful alternative reproductive tactics. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **21** : 35-45.

WIENS, J. A., 1973. — Interterritorial habitat variation in Grasshopper and Savannah Sparrows. *Ecology*, **54** : 877-883.

WILEY, R. H., 1976. — Affiliation between the sexes in Common Grackles. I. Specificity and seasonal progression. *Z. Tierpsychol.*, **40** : 59-79.

WILEY, R. H. & RABENOLD, K. N., 1984. — The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queueing for favorable social positions. *Evolution*, **38** : 609-621.

WILLIS, E. O., 1967. — The behavior of Bicolored Antbirds. *Univ. California Publ. Zool.*, **79** : 1-132.

WILLIS, E. O., 1972. — The behavior of Spotted Antbirds. *Orn. Monogr.*, **10** : 1-162.

WILSON, E. O., 1975. — *Sociobiology, the modern synthesis*. Cambridge, Mass., Harvard University Press.

WINKLER, D. W., 1987. — A general model for parental care. *Am. Nat.*, **130** : 526-543.

WITHERBY, H. F., JOURDAIN, F. C. R., TICEHURST, N. F. & TUCKERS, B. W., 1943. — *The handbook of British birds. I*. Londres, Witherby Ltd.

WITTENBERGER, J. F., 1979. — The evolution of mating systems in birds and mammals, pp. 271-349 *in* P. MARLER & J. VANDENBERG (eds.). *Handbook of behavioral neurobiology : Social behavior and communication*. New York, Plenum.

WITTENBERGER, J. F. & TILSON, R. L., 1980. — The evolution of monogamy : Hypotheses and evidence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11** : 197-232.

WOOLFENDEN, G. E., 1975. — Florida Scrub Jay helpers at the nest. *Auk*, **92** : 1-15.

WOOLFENDEN, G. E., 1976. — Co-operative breeding in American birds. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **16** : 674-684.

WOOLFENDEN, G. E., 1981. — Selfish behavior by Florida Scrub Jays helpers, pp. 257-260 *in* R. D. ALEXANDER & D. W. TINCKLE (eds.). *Natural selection and social behavior : Recent research and new theory*. New York, Chiron Press.

WOOLFENDEN, G. E. & FITZPATRICK, J. W., 1978. — The inheritance of territory in group-breeding birds. *Bioscience*, **28** : 104-108.

WOOTON, J. T., BOLLINGER, E. K. & HIBBARD, C. J., 1986. — Mating systems in homogeneous habitats : The effects of female uncertainty, knowledge costs, and random settlement. *Am. Nat.*, **128** : 499-512.

WREGE, P. H. & EMLEN, S. T., 1987. — Biochemical determination of parental uncertainty in White-fronted Bee-eaters. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 153-160.

WUNDERLE, J. M. Jr, 1978. — Differential response of territorial Yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *Auk*, **95** : 389-395.

ZACK, S., 1986. — Behaviour and breeding biology of the cooperatively breeding Grey-backed Fiscal Shrike *Lanius excubitorius* in Kenya. *Ibis*, **128** : 214-233.

ZACK, S. & LIGON, J. D., 1985a. — Cooperative breeding in *Lanius* shrikes. I. Habitat and demography of two sympatric species. *Auk*, **102** : 754-765.

ZACK, S. & LIGON, J. D., 1985b. — Cooperative breeding in *Lanius* shrikes. II. Maintenance of group-living in a nonsaturated habitat. *Auk*, **102** : 766-773.

ZAHAVI, A., 1974. — Communal nesting by the Arabian Babbler : A case of individual selection. *Ibis*, **116** : 84-87.

ZAHAVI, A., 1976. — Co-operative nesting in European birds. *Proc. Int. Orn. Congr.*, **16** : 685-693.

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ACBEVÉ D'IMPRIMER
EN JUILLET 1990
SUR LES PRESSES
DE
L'IMPRIMERIE F. PAILLART
À ABBEVILLE

Date de distribution : 27 juillet 1990.
Dépôt légal : Juillet 1990.
N° d'impression : 7572.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS
RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

Série A (Zoologie) :

Tome 145 : Alain Crosnier (ed.), 1990 — Résultats des Campagnes Musorstom. Volume 6. 388 pp. (ISBN 2-85653-171-7) 440 FF.

Tome 144 : Jacques Forest (ed.), 1989 — Résultats des Campagnes Musorstom. Volume 5. 385 pp. (ISBN 2-85653-164-4) 440 FF.

Tome 143 : Jacques Forest (ed.), 1989 — Résultats des Campagnes Musorstom. Volume 4. 260 pp. (ISBN 2-85653-150-4) 320 FF.

Tome 142 : Simon Tillier (ed.), 1988 — Zoologia Neocaledonica. Volume 1. 158 pp. (ISBN 2-85653-163-6) 220 FF.

Tome 141 : Jean-Pierre Hugot, 1988 — Les Nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. 154 pp. (ISBN 2-85643-157-1) 200 FF.

Série B (Botanique) :

Tome 31 : Odile Poncy, 1985 — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.

Tome 30 : Lucile Allorge, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.

Tome 29 : Monique Keddam-Malplanche, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.

Tome 28 : Marie-France Roquebert, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques Champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.

Tome 27 : Auteurs multiples, 1981 — Entretiens du Muséum : Palynologie et Climats, 16-18 octobre 1979. 302 pp. (ISBN 2-85653-110-5) 300 FF.

Série C (Sciences de la Terre) :

Tome 56 : Jean-Paul Saint Martin, 1990 — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 373 pp. (ISBN 2-85653-170-9) 392 FF.

Tome 55 : Georges Busson (ed.), 1988 — Évaporites et hydrocarbures. 144 pp. (ISBN 2-85653-155-5) 180 FF.

Tome 54 : Monette Véran, 1988 — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 114 pp. (ISBN 2-85653-154-7) 150 FF.

Tome 53 : Donald E. Russell, Jean-Pierre Santoro and Denise Sigogneau-Russell, 1988 — Teeth Revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 462 pp. (ISBN 2-85653-148-2) 625 FF.

Tome 10 : Jacques Roger, 1962 (Réimpression/Reprint 1988) — Buffon. Les Époques de la nature. Édition critique. 344 pp. (ISBN 2-85653-160-1) 100 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à décembre 1990. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 2,10 %.

Prices in French Francs are valid until December 1990. Postage not included.

Source : MNHN, Paris

Christian ERARD, Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, est un spécialiste des avifaunes des forêts tropicales humides. De 1968 à 1990, il a passé au total 56 mois sur le terrain, dans divers pays d'Afrique et en Guyane française. Le présent volume rend compte des résultats obtenus au Gabon, dans le cadre d'ECOTROP (C.N.R.S.), pendant plus de 5 000 heures d'observation sur une famille d'oiseaux particulièrement mal connus. Ce travail s'inscrit dans une problématique relative aux causes de la diversité avienne tropicale et à l'organisation socio-écologique des peuplements d'oiseaux forestiers, qui constitue l'un des thèmes majeurs de recherche de l'auteur. Il fait suite au premier volume, paru en 1987, consacré à la morphologie des espèces et à l'organisation des peuplements.

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
38,
RUE GEOFFROY
SAINT-HILAIRE
75005 PARIS
1990
ISBN 2-85653-178-4
ISSN 0078-9747

PRIX : 327 FF TTC (France)
320 FF (Étranger)

Source : MNHN, Paris